Ueber die Knospung

von

Chaetogaster diaphanus Gruith.

Inaugural-Dissertation

einer hohen philosophischen Fakultät

der Universität München

behufs Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt von

Max von Bock
aus Livland.

Jena
Gustav Fischer
1897.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553806_0069

Ueber die Knospung

von

Chaetogaster diaphanus Gruith.

Inaugural-Dissertation

einer hohen philosophischen Fakultät

der Universität München

behufs Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt von

Max von Bock
aus Livland.

Jena
Gustav Fischer
1897.

ACAD.
LUGD.BAT
BIBL.

Einleitung.

Den Anstoß zu vorliegender Arbeit gaben die interessanten Untersuchungen F. v. Wagner's an Microstoma, deren Resultate in der Schrift „Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma" (Zool. Jahrb., Bd. 4, 1890) niedergelegt sind. Gleich v. Wagner die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Microstomiden der bei Anneliden vorkommenden für wesentlich gleichartig erachtend, unternahm ich es, an Anneliden die Regenerationsvorgänge zu untersuchen und diese mit v. Wagner's Resultaten an Turbellarien zu vergleichen. Obgleich ich anfangs beabsichtigte, meine Untersuchungen auf möglichst viele oder doch wenigstens mehrere Oligochaetengattungen auszudehnen, ergab es sich doch bald, daß ich zum Teil, weil die mir zur Verfügung stehende Zeit nicht ausreichte, zum Teil aus anderen hier nicht zu erörternden Gründen den Umfang meiner Arbeit bedeutend einschränken mußte. Ich wählte daher den hier in der Umgebung Münchens massenhaft vorkommenden Chaetogaster diaphanus Gruith. zum Objekt meiner Studien, und zwar nicht bloß, weil er jederzeit leicht zu beschaffen war und bei seiner außerordentlichen Durchsichtigkeit auch dem Studium am lebenden Tier wenig Hindernisse bereitet, sondern auch, weil die Angaben, welche Semper über ihn und die Naiden gemacht hat, bereits längst von Hatschek, Vejdovsky, Bülow u. a. angezweifelt, aber nicht in begründeter Weise widerlegt worden waren.

Die Arbeiten, welche die Grundlage dieser Schrift bilden, habe ich im Laufe des soeben verflossenen Winters im zoologischen Institut der Universität in München ausgeführt und spreche dem

Leiter desselben, Herrn Professor Dr. R. Hertwig, für die mir erwiesene Beihilfe und Unterstützung meinen aufrichtigsten Dank aus.

Die Litteratur über die Organbildung und die histogenetischen Vorgänge bei der Regeneration ist sehr dürftig. So oft und so sehr es auch seit alten Zeiten den Naturforschern aufgefallen ist, daß manche Tiere die Eigentümlichkeit besitzen, in Teilstücke zu zerfallen oder, künstlich halbiert, die jeder Hälfte fehlenden Organe wieder zu ersetzen, so wenig eingehend sind die Vorgänge untersucht worden, durch welche die Regeneration zustande kommt. Man kann innerhalb der Litteratur über dieselbe daher zwei Abteilungen unterscheiden: eine umfangreichere, in welcher die äußeren Vorgänge der Teilung von Tieren, resp. des Wiederauswachsens verloren gegangener Körperteile untersucht oder bloß konstatiert werden, und eine kleinere, auf die neuere Zeit beschränkte Anzahl von Schriften, welche (übrigens zum Teil in sehr unvollständiger Weise) die eingehende mikroskopische Untersuchung und vergleichend-kritische Beurteilung der Regenerationsvorgänge zum Gegenstande haben. Da die erstgenannte Gruppe für den Zweck meiner Arbeit gar keinen Wert hat, habe ich sie hier unberücksichtigt gelassen; aus der zweiten habe ich die über regenerative Organbildung handelnden Schriften, welche Würmer behandeln, soweit sie mir bekannt geworden, in dem am Schlusse angefügten kleinen Litteraturverzeichnis angeführt und werde in dieser Arbeit wiederholt auf sie zu verweisen haben.

Es sei mir erlaubt, auch noch einige Worte über die Schwierigkeiten vorauszuschicken, welche gerade dieser Wurm der Beobachtung der Regenerationsvorgänge entgegensetzt. Schon Semper erwähnt ihrer mehrfach. Und in der That kann man annehmen, daß sie es waren, welche im Verein mit der unvollkommenen Technik jener Zeit, zu welcher Semper arbeitete, den größten Teil seiner thatsächlichen Irrtümer veranlaßt haben. Da ist zunächst zu erwähnen, daß der Chaetogaster eine große Neigung zeigt, bei der Konservierung sich spiralig zu drehen oder in verschiedenen Richtungen zu krümmen oder gar in den Knospungszonen durchzureißen. In letzterem Fall sind die betr. Tiere natürlich ganz unbrauchbar, und sterben sie nicht in gerade gestreckter Stellung, so ist es sehr schwierig, gute symmetrische Querschnitte von ihnen zu erhalten. Ferner kommt es oft vor, daß bei der Konservierung der Darm in der Knospungszone durchreißt, während der Wurm äußerlich gut erhalten zu sein scheint. Dabei

kontrahiert sich der Darm, und durch dieses Zurückweichen des Darmes in der Kopfzone muß man auf Querschnitten ein ganz falsches Bild von den Lagebeziehungen der dem Darm und der dem Hautmuskelschlauch anliegenden Gebilde bekommen. Auch reißen dabei oft die paarigen Schlundkanäle ab. Sodann ist die ganz außergewöhnliche Kontraktilitat des Chaetogaster in der Längsachse zu erwähnen. Erstens bewirkt sie, da natürlich die verschiedenen Würmer in verschiedenem Kontraktionszustande sterben, daß man aus der Dicke seiner Querschnitte überhaupt keine zuverlässigen Schlüsse ziehen, noch auch über die Längsausdehnung der in den Schnitten gesehenen Gebilde sichere Vergleiche anstellen kann. Zweitens muß ich aus der Beschreibung, welche Semper von der Konservierung seines Materials giebt, schließen, daß die Tiere bei ihm in noch viel mehr verkürztem Zustande gestorben sind, als meine Chaetogaster. Seine $^1/_{30}$ bis $^1/_{40}$ mm dicken Schnitte müssen daher durch die starke Verkürzung des Wurmes erst recht unbrauchbar für das Erkennen feinerer histologischer Verhältnisse gewesen sein. Endlich klagt Semper noch mit Recht darüber, daß die Vorgänge der Regeneration bei Chaetogaster sich in so „stürmischer Weise abspielen", daß im Inneren der Knospungszone, wie des wachsenden Schwanzendes die Elemente sich so drängen, so unabgegrenzte und unentwirrbare Massen bilden, wodurch die Beobachtung vieler Einzelheiten, insbesondere der ersten Anlage mancher Organe ganz unmöglich gemacht wird.

Ueber die Methode meiner Arbeiten, die ich der Vollständigkeit wegen nicht unerwähnt lassen will, kann ich kurz hinweggehen, da ich nichts Neues in dieser Beziehung zu bieten habe. Ich konservierte die Würmer teils mit starken wässerigen Sublimatlösungen, teils mit Gemischen von Chrom - Essig- und in verschiedenen Quantitäten hinzugesetzter Osmiumsäure. Stets wurde die Konservierungsflüssigkeit zuvor stark erhitzt, um ein möglichst plötzliches Sterben der Würmer zu bewirken, da man sie nur so in einigermaßen gestrecktem Zustande erhält. Ich fand, daß der letztere Zweck durch die Sublimatlösungen am besten erreicht wurde, während die Chrom - Essig - Osmiumsäurekonservierung deutlichere Bilder in den Schnitten ergab. Die Färbung erfolgte mit Boraxkarmin, welches die besten Resultate, namentlich bei Sublimatpräparaten gab, Alaunkarmin und Hämatoxylin. Die Schnitte wurden in einer Dicke von 5—15 μ (gewöhnlich 10 μ) angefertigt.

Die Anordnung des vorliegenden Stoffes betreffend bemerke

ich, daß ich zunächst in zwei Abschnitten die Beschreibung der Regeneration des Centralnervensystems und des Darmes geben will, dann in einem dritten die thatsächlichen Resultate meiner Untersuchungen rekapitulieren und mit den Regenerationsvorgängen anderer Würmer kurz vergleichen will, während der vierte und letzte Abschnitt dem Vergleiche der regenerativen mit der ontogenetischen Organbildung und einigen Bemerkungen allgemeinen Inhalts gewidmet sein soll.

Eine Schilderung der Anatomie des Chaetogaster diaphanus liegt außerhalb des Rahmens dieser Schrift. Ich will deshalb auf jene, sowie auf histologische Einzelheiten nur da eingehen, wo es für die vorliegende Frage darauf ankommt, und wende mich nun sogleich zur Beschreibung der Vorgänge, durch welche die Anlage der Knospungszone und die Neubildung des Centralnervensystems eingeleitet wird.

I. Die Anlage der Knospungszone und die Regeneration des Centralnervensystems.

Die Chaetogaster, welche ich vom Spätherbst vorigen bis zum Frühjahr d. J. als Material zu meiner Arbeit verwandt habe, und und welche zu den verschiedensten Zeiten gefangen waren, waren sämtlich in ungeschlechtlicher Vermehrung begriffen, und obgleich ich eigens nach geschlechtlichen Tieren gesucht habe, ist es mir nicht geglückt, ein solches zu finden. Auch Vejdovsky erwähnt (18), daß man die Geschlechtsorgane nur sehr selten entwickelt findet. Ich bekam also lauter mehr oder weniger lange Ketten von Individuen, die auch während wochenlanger Gefangenschaft im Glase unaufhörlich fortfuhren zu knospen. Dieser Vorgang ist in seinen äußeren Umrissen von Semper eingehend und richtig beschrieben worden (17), so daß ich mich in seiner Wiedergabe kurz fassen kann. Sobald der Wurm bei dem kontinuierlichen Wachstum am Afterende eine gewisse Länge erreicht hat, treten in einiger Entfernung vor letzterem, der sog. „Knospungszone", Neubildungen in den Geweben auf, welche bestimmt sind, einerseits einen neuen Kopf für das hintere Zooid, andererseits ein neues Afterende für das Vordertier entstehen zu lassen. Semper bezeichnet daher den hinteren Teil der Knospungszone als „Kopfzone", den vorderen als „Rumpfzone", welche Ausdrücke ich beibehalten will, da sie auch nach Semper von anderen Forschern

benutzt worden sind und so gewissermaßen als eingebürgert angesehen werden können. Lange vor der Ablösung der zwei primären Zooide entsteht nun vor dem Afterende und der Knospungszone je wieder eine solche; sodann wiederholt sich dieser Vorgang abermals, u. s. f., so daß schließlich eine Tierkette von Individuen erster, zweiter, dritter u. s. w. Ordnungen vorhanden ist, die sich jedoch stets nur an der Stelle der ältesten Knospungszone teilt.

Endlich will ich noch kurz bemerken, daß sich im folgenden die Ausdrücke „oben" und „vorn" stets auf die Dorsalseite resp. das Kopfende, „hinten" und „unten" stets auf das Afterende resp. die Ventralseite beziehen sollen.

Die Betrachtung der ersten Anlage der Knospungszone und die Schilderung der Regeneration des Centralnervensystems lassen sich hier sehr wohl miteinander vereinigen, da beide sowohl zeitlich wie räumlich zusammenfallen; denn schon in den ersten bemerkbaren Zellenwucherungen der Knospungszone sind die Elemente für die Regeneration des Bauchmarks des Vordertieres und der Schlundkommissuren und oberen Schlundganglien des Hintertieres enthalten.

Hier muß ich nun etwas auf den Bau des Hautmuskelschlauches eingehen, dessen Bestandteile bei den nachher zu beschreibenden Vorgängen eine wichtige Rolle zu spielen bestimmt sind. Unter der äußerst zarten Cuticula liegt die Schicht der großen gleichartigen Epidermiszellen. Zwischen diesen, und zwar basal gelegen, sind noch andere Elemente erkennbar, auf die ich jedoch erst später zurückkommen will. Die Basalmembran des ektodermalen Epithels ist vollkommen mit einer nur sehr schwachen Ringmuskelschicht verbunden, welche bloß im Kopfe etwas stärker ausgebildet ist. An diese schließt sich nun die sehr kräftige Längsmuskulatur an. Sie ist von dem Inneren der Leibeshöhle durch eine peritoneale Schicht flacher Zellen abgegrenzt, welche sehr zart und bei nicht sehr guter Konservierung auf Schnitten oft kaum zu erkennen ist. Den Bau des Hautmuskelschlauches erläutern Fig. 11 und 12 auf Taf. I. Für das Verständnis der Knospungsvorgänge ist nun besonders die Längsmuskulatur von Wichtigkeit. Sie ist in vier, das ganze Tier der Länge nach durchziehenden Streifen angeordnet. Der größte von ihnen ist der Dorsalmuskel. Er umgreift (auf dem Querschnitt) nicht weniger als $^3/_5$ oder gar $^2/_3$ der ganzen Peripherie des Wurmes. An ihn schließt sich jederseits eine schmale Lücke an, in welcher die Längsmuskulatur fehlt. Hierauf folgt ein ebenfalls ganz schmaler Seitenmuskel. Ventral von diesem

ist die Muskulatur abermals durch eine etwas breitere Lücke unterbrochen, und diese beiden unteren Muskellücken begrenzen den vierten unpaaren Ventralmuskel, welcher etwa 2—3mal so breit ist, wie ein Seitenmuskel. Die Zwischenräume zwischen dem Dorsal- und den zwei Seitenmuskeln, und zwischen diesen und dem Ventralmuskel will ich im folgenden der Kürze wegen als „obere" und „untere Muskellücken" bezeichnen. (Taf. I, Fig. 1—3). Nur im ausgebildeten Kopfe zeigt die Längsmuskulatur ein insofern abweichendes Verhalten, als hier die Muskellücken ganz oder fast ganz fehlen.

Längs der oberen Muskellücke zieht durch die ganze Länge des Wurmes ein etwas in die Leibeshöhle hineinragender Zellenstrang, welcher von Semper als „Seitenlinie" bezeichnet wird, und von dem dieser Forscher in durchaus irrtümlicher Weise behauptet, daß er bei Chaetogaster im Gegensatz zu Nais nicht kontinuierlich am Hautmuskelschlaueh hinziehe, sondern vielfach unterbrochen sei. Vejdovsky (18), welcher seinen meist ununterbrochenen Verlauf konstatiert, nennt ihn „Ganglienzellstrang" und erblickt in seinen Elementen unipolare Ganglienzellen.

Das Auftreten der Knospungszone erfolgt nun bei Chaetogaster diaphanus durch die Einwanderung von Elementen des Ektoderms in die Leibeshöhle durch die beiden Muskellücken, und zwar geschieht das genau auf der Grenze zweier Segmente, also an der Stelle eines Dissepiments. v. Kennel hat für Ctenodrilus pardalis festgestellt, daß die Knospungszonen nicht an der Grenze zweier Segmente, sondern stets „unmittelbar hinter einem Dissepiment" entstehen. Er hält es ferner für wahrscheinlich, daß bei allen Naiden die Knospungszone innerhalb eines Segments liegen müsse. Semper habe sich, meint v. Kennel (7), über diese Frage gar nicht ausgesprochen. Er citiert nur eine Aeußerung Semper's, daß der „Keimstreifen" aus den Epidermiszellen „zweier benachbarten Segmente" hervorgegangen sei. Endlich führt v. Kennel als Argument für seine Ansicht an, daß die Lage des Segmentalorganes, welches in einem Segment beginne und im folgenden münde, bei fortschreitender Entwickelung der Knospungszone also zerrissen werden würde, wenn letztere zwischen zwei Segmenten aufträte, es nötig mache, daß die Knospung innerhalb eines Segments erfolgt. Demgegenüber muß ich konstatieren, daß schon Semper ausdrücklich erwähnt, die Knospung träte bei Chaetogaster zwischen zwei Segmenten ein. Ich citiere seine Worte: „Wenn ein Zooid mehr als 5—6 Segmente aus dem Afterkeimstreifen

entwickelt hat, so tritt zwischen zwei völlig oder doch nahezu ausgebildeten Segmenten eine dies Zooid teilende Knospungszone auf“ (17). Auch die das Segmentalorgan betreffende physiologische Begründung der v. Kennel'schen Ansicht trifft für Chaetogaster nicht zu. Denn bei diesem Wurm wird das Dissepiment keineswegs von dem Segmentalorgan durchbohrt, sondern letzteres liegt von seinem Beginn bis zu seiner Mündung innerhalb des Zwischenraumes zwischen zwei Dissepimenten, und ist sein an Stelle eines Wimpertrichters vorhandener drüsiger Anfangsteil nur durch einen Strang an einem Dissepiment befestigt. Auch Graf Zeppelin erwähnt (23), v. Kennel's Resultate an Ctenodrilus pardalis referierend, daß die Knospungszonen „bei den Naiden und anderen ähnlich sich vermehrenden Würmern innerhalb der Segmente lägen“. Diese Annahme trifft also, wie schon Semper gezeigt hat, für Chaetogaster nicht zu. Uebrigens macht Semper in seiner mehrfach citierten Arbeit auch in Bezug auf Nais proboscidea und Nais barbata die kurze Bemerkung, daß die Knospung „zwischen zwei alten Segmenten“ einträte, und erwähnt auch Vejdovsky (18) für Aeolosoma, daß die Einschnürung, welche den Trennungspunkt bezeichnet, sich zwischen zwei Segmenten bilde.

Diese Lage der Knospungszone zwischen zwei Segmenten veranschaulicht die Abbildung Taf. I, Fig. 14. Sie giebt den sagittalen Längsschnitt durch eine noch ziemlich junge Knospungszone wieder. Hier hat sich das Dissepiment in zwei Blätter gespalten, von denen eins die Leibeshöhle des Vordertieres, das andere die des hinteren Zooids begrenzt. Dasselbe Bild habe ich auf allen Längsschnitten erhalten, und auch am lebenden Wurm, der ja außerordentlich durchsichtig ist, läßt sich dieses Verhalten leicht erkennen. An der ventralen Seite trennen die beiden Blätter des Dissepiments die Zellenwucherungen der Kopfzone von der der Rumpfzone. Diese Spaltung des Dissepiments in zwei Blätter tritt jedoch nicht schon bei der ersten Anlage der Knospungszone ein, welche ja zunächst noch nicht in Rumpf- und Kopfzone differenziert ist, sondern erst auf einem etwas späteren Stadium.

Wie schon erwähnt, bestehen also die ersten Anfänge der Knospung darin, daß Zellen des Ektoderms in das Innere der Leibeshöhle eintreten, und zwar hauptsächlich in der unteren Muskellücke. Das Epidermisepithel zeigt in der Knospungszone eine unbedeutende Verdickung und Zellenvermehrung. Seine Basalmembran ist durchbrochen, wenngleich nicht in der ganzen Breite der Muskellücke, und durch diese Oeffnung treten die

Zellen des Ektoderms hindurch. Dasselbe sieht man in der oberen Muskellücke erfolgen, jedoch in viel unbedeutenderem Maße, als in der unteren. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen beginnen die Zellen desjenigen Ganglienknotens des Bauchmarks, welches an die Knospungszone anstößt, sich stark zu vermehren. Sie bilden eine Zellenmasse, welche sich mit den aus den beiden Muskellücken eintretenden Ektodermelementen zu einem Zellenstrang vereinigt. Es zeigt daher ein Querschnitt durch dieses erste Stadium der Knospung einen annähernd halbmondförmigen Gewebestrang, in dessen Mitte das Bauchmark liegt, welches jederseits durch einen aufsteigenden Schenkel des genannten Stranges mit der unteren und oberen Muskellücke in Verbindung tritt (Taf. I, Fig. 1). Während der Eintritt der Ektodermelemente durch die untere Muskellücke und der hier erfolgte Durchbruch der Basalmembran leicht zu erkennen sind, hat es mir viel Mühe verursacht, ihn auch in der oberen aufzufinden, denn obgleich der genannte Gewebestrang stets die obere Muskellücke erreicht, hier deutlich an die Epidermis herantritt und so schon den Eindruck erweckt, daß er von dort her einen Teil seiner Bestandteile erhalten habe, so ist es doch in vielen Querschnitten nicht möglich, eine Unterbrechung der ektodermalen Basalmembran in der oberen Muskellücke zu erkennen. Diese Unterbrechung ist nämlich so unbedeutend, daß sie oft innerhalb eines nur 10 μ dicken Schnittes liegt, durch die stark gefärbten Zellkerne verdeckt wird, und entweder gar nicht oder nur bei einer bestimmten Einstellung des Mikroskops sichtbar wird. Selbstverständlich ist auch der Kontraktionszustand des Tieres für das Sichtbarwerden der Unterbrechung von Bedeutung. Bei starker Kontraktion in der Längsachse muß eben ein ganz kleiner Schlitz in der Basalmembran bis zu gänzlicher Unsichtbarkeit zusammengepreßt werden. Und selbst die beste Konservierung hat stets eine Zusammenziehung in der Längsrichtung gegenüber dem normalen Kontraktionszustande des lebenden Tieres zur Folge. Indessen ist es mir doch bei einigen Präparaten gelungen, die Basalmembran in der oberen Muskellücke durchbrochen zu sehen, meist nur an einer kleinen Stelle. Die Beteiligung der von hier ausgehenden Ektodermeinwucherung an dem Zellenstrang der jungen Knospungszone ist jedenfalls im Vergleich zu der Wucherung in der unteren Muskellücke und der Bauchmarkganglien eine unbedeutende und wahrscheinlich zunächst auf dieses Stadium beschränkt. Denn während der nun folgenden Anlage der Schlundkommissuren und oberen

Schlundganglien fand ich die ektodermale Basalmembran in der oberen Muskellücke nie deutlich geöffnet. Erst später erfolgt von hier aus wieder die Lieferung von Material zur endlichen Ausbildung der genannten nervösen Organe.

Unmittelbar nach seiner Entstehung erscheint der erwähnte halbmondförmige Zellenstrang noch ziemlich dünn und schwach; bald jedoch verstärkt er sich durch Vermehrung seiner Elemente und fortgesetzte Einwanderung neuer vom Ektoderm her. Seine weitere Entwickelung ist am besten an der Hand der Abbildungen Taf. I, Fig. 2–9 zu verfolgen. Seine beiden Enden wachsen zunächst längs des Hautmuskelschlauchs hinauf nach dem Rücken zu und bilden die Anlagen der Schlundkommissuren (Taf. I, Fig. 3 *c*). Gleichzeitig wachsen von dem der Peripherie anliegenden Gewebestrang in radialer Richtung zwei Zellenstränge an den Darm heran und treten mit dem peritonealen Ueberzug desselben in Verbindung. In gleicher Weise tritt in der etwas älteren Knospungszone noch ein zweites Paar radialer Zellenstränge an den Darm heran. Diese haben offenbar nicht nur den Zweck, die jungen, frei in die Leibeshöhle hineinragenden Schlundkommissuren zu stützen und zu fixieren, sondern auch das Material für die mesodermalen Bildungen in der Umgebung des Darmes, das viscerale Peritonealblatt, die Darmmuskulatur und die später so mächtig entwickelte Kopfmuskulatur zu liefern. Bei der weiteren Entwickelung schwinden diese Zellenstränge wieder. Auf diesem Stadium erscheint schon die Knospungszone, insofern bereits die nur dem Kopf des Hintertieres zugehörigen Schlundkommissuren angelegt sind, und auch auf der Ventralseite in der Epidermis eine ganz leichte Einschnürung auftritt, in Rumpfzone und Kopfzone gesondert. Ich werde zunächst nur die Vorgänge in der letzteren ins Auge fassen.

Die freien, dem Rücken zugewendeten Enden des peripheren Gewebestranges, welche ich als Anlagen der Schlundkommissuren bezeichnet habe, verdicken sich nun spindelförmig, während sie noch dem Hautmuskelschlauch anliegen. In diesen Verdickungen, deren Zellkerne eine intensivere Färbung zeigen, sind die Anlagen der oberen Schlundganglien zu erblicken (Taf. I, Fig. 4 *og*). Die Entstehung dieser Anlagen scheint in keinem festen Verhältnis zur Längenentwickelung der jungen Schlundkommissuren zu stehen; bald bilden letztere schon, während sie noch ganz jung sind, am freien Ende die erwähnten Verdickungen, bald erst, wenn sie schon hoch hinauf gewachsen sind. Auf diesem Stadium sind die jungen oberen Schlundganglien auch am lebenden Tier, noch besser natür-

lich in der Totalansicht des konservierten und gefärbten Wurmes als undurchsichtige, resp. stark gefärbte Flecke unter dem Hautmuskelschlauch zu erkennen.

Sobald die Anlagen der oberen Schlundganglien über die dorsale Wand des Darmes hinaufgewachsen sind, verlassen sie ihre Lage an der Innenseite des Hautmuskelschlauchs und neigen sich einander zu, indem die jungen Schlundkommissuren sich einwärts krümmen. Auf dem Querschnitt zeigen sie nun die Form eines Dreiecks, dessen Basis dem Darm, dessen Scheitel der Peripherie zugekehrt ist. Die nach innen gewandten Spitzen dieser zwei Dreiecke verlängern sich nun und vereinigen sich über dem dorsalen Blutgefäß, indem die oberen Schlundganglien noch näher aneinander rücken, zur Querkommissur derselben, welche auch sogleich eine faserige Struktur gewinnt (Taf. I, Fig. 5, 6). Die Faserbildung zeigt sich nun auch schon an der unteren Seite der oberen Schlundganglien. Die Anlagen der Schlundkommissuren, welche bisher scheinbar aus ganz indifferenten, schwachen Zellensträngen bestanden, zeigen auf diesem Stadium erst Spuren unbedeutender Faserbildung.

Sie bedürfen hierzu, wie es scheint, erneuter Materialzufuhr. Diese erfolgt abermals vom Ektoderm aus. Von der dem Seitenmuskel anliegenden Partie desselben geht nämlich nun eine neue Zellenwucherung aus, welche in der oberen Muskellücke in nun deutlich sichtbarer Weise die Basalmembran der Epidermis durchbricht und mit der jungen Schlundkommissur in Verbindung tritt. Aber auch nach der ventralen Seite, in die untere Muskellücke greift die Zellenwucherung über (Taf. I, Fig. 7), während die hier eingewanderten Zellenmassen mit den vom Bauchmark ausgehenden zusammenfließen. Man sieht jetzt also die junge Schlundkommissur, welche bisher gewissermaßen nur in der unteren Muskellücke, resp. deren zelliger Verbindung mit dem Bauchmark zu wurzeln schien, da ihr Zusammenhang mit dem Ektoderm der oberen Muskellücke seit der ersten Anlage der Knospungszone nicht mehr zu erkennen war, nunmehr in offener Verbindung mit beiden Muskellücken und dem Bauchmark. Von letzterem und der Zellenwucherung der unteren Muskellücke geht eine einheitliche Zellenmasse aus, welche den Seitenmuskel auf der Innen- und Außenseite (hier mit dem Ektoderm in Zusammenhang) umgreift und in die junge Schlundkommissur übergeht, die nun auch immer stärker gefasert erscheint. Ihre innerhalb des Seitenmuskels gelegene Verbindung mit dem Bauchmark, welche noch der ersten Anlage entstammt, schwindet,

während außerhalb des Seitenmuskels der Faserstrang der Kommissur in das Bauchmark übergeht (Taf. I, Fig. 13). Indem die Kommissur offenbar die Tendenz zeigt, aus dem geknickten Verlauf, zu dem sie dadurch genötigt war, daß sie den Seitenmuskel außerhalb umgriff, in eine rundere Form überzugehen, also sich zu verkürzen, drängt sie den Seitenmuskel nach innen, welcher nun an dieser Stelle ganz degeneriert und zerfällt, und die beiden Muskellücken jeder Seite vereinigen sich. Diese Verhältnisse sind in den Fig. 8 und 9 der Taf. I wiedergegeben.

Während dieser Vorgänge erfährt auch noch das obere Schlundganglion einen Nachschub von Material. Eine Anzahl von Zellen, welche aus dem Ektoderm der oberen Muskellücke hervorgehen, rückt, zu einer Gruppe vereinigt, längs der Schlundkommissur in die Höhe und vereinigt sich mit dem nach außen gewandten Ende des oberen Schlundganglions. Man sieht daher stets an der fast ganz ausgebildeten Schlundkommissur in größerer oder geringerer Entfernung vom oberen Schlundganglion einen ebenfalls dreieckigen Zellenhaufen sitzen. Nachdem dieser sich mit jenem vereinigt hat, zeigt das nunmehr fertig ausgebildete obere Schlundganglion im Querschnitt eine annähernd birnenförmige Gestalt. Die dickeren Enden sind einander zugewandt, die dünneren, welche aus dem nachgeschobenen Material bestehen, gehen in die Schlundkommissuren über. Letztere vereinigen sich, längs der Unterseite der oberen Schlundganglien hinziehend, in der Querkommissur zu einem geschlossenen Ring (Taf. I, Fig. 9, Taf. II, Fig. 37, 38).

Im Kopfe des ausgewachsenen Chaetogaster diaphanus liegt ein kleines Stück hinter den oberen Schlundganglien auf der dorsalen Wand des Pharynx ein zweites Paar ebenfalls sehr großer, rundlicher Ganglienknoten, die „Schlundganglien“. Sie entstehen bei der Regeneration ganz unabhängig von den ersteren, und zwar verhältnismäßig spät. Etwa auf dem Stadium, wo die junge Pharynxanlage schon in der Form einer mächtigen Verdickung der ventralen Darmwand gebildet ist, sieht man zwischen den den Darm bekleidenden Zellen und in Bildung begriffenen Muskelfasern, die radial von dem Darm ausstrahlen, zwei runde, scharf konturierte Zellengruppen erscheinen, die der Basalmembran des Darmepithels dicht anliegen. Sie entstehen etwa auf halber Höhe des Darmquerschnittes, oder sogar noch etwas tiefer, und wandern später hinauf (Taf. II, Fig. 20). Beim ausgewachsenen Tier liegen sie, wie gesagt, auf der Dorsalseite des Pharynx. Sie bilden sich wahrscheinlich aus den von der jungen Anlage der Schlundkom-

missuren her zu dem Darm hinübertretenden Elementen; jedoch geschieht dieses erst unmittelbar an der Darmwand. Das sind die „Schlundganglien", die ich namentlich deshalb hier ausdrücklich angeführt habe, weil Semper sie, wie aus einer seiner Zeichnungen hervorgeht, mit den „oberen Schlundganglien" verwechselt hat.

Ich verlasse jetzt die Kopfzone, indem ich mich zur Beschreibung der Regeneration des Bauchmarks wende. Dieselbe geht ebenfalls vom Ektoderm unter Beteiligung des Bauchmarks selbst aus und erfolgt sowohl in der Rumpfzone, als am freien Afterende in ganz gleicher Weise. Neben dem After, etwas unterhalb desselben, treten aus dem Ektoderm zwei paarige Zellenwucherungen in die Leibeshöhle ein und vereinigen sich mit dem letzten Bauchmarkganglion. Ebenso fließen die aus der unteren Muskellücke in der Knospenzone hervorgehenden Zellenmassen dort mit den Bauchmarkganglien zusammen. Die ektodermale Basalmembran der unteren Muskellücke ist in der Rumpfzone meist in ganzer Breite durchbrochen, und die hineinquellenden Zellen bilden mit den Bauchmarkganglien eine einheitliche Masse, welche auf vorgerückteren Stadien auch längs des Hautmuskelschlauchs ziemlich weit hinaufrückt. Im Afterende erfüllt die Zellenwucherung oft die ganze Leibeshöhle. Hier wie in der Rumpfzone sind die letzten Bauchmarkganglien ebenfalls in starker Wucherung begriffen, weder gegeneinander abgesetzt, noch irgend wie von der ektodermalen Einwucherung abzugrenzen. Von dieser einheitlichen Zellenmasse schnüren sich dann nach vorn zu die einzelnen Knoten des Bauchmarks ab. Die hinteren sind noch kaum als solche zu erkennen, resp. durch Einschnürungen abgesetzt. Je weiter nach vorn, um so schärfer werden ihre Umrisse, und um so größer die Zwischenräume zwischen ihnen, bis sie endlich die Form und Größe normaler, ausgebildeter Ganglienknoten erreichen. Die Fig. 15, 16, 17 und 21 der Taf. II sollen das veranschaulichen, und verweise ich inbetreff der Einzelheiten auf die Figurenerklärung. Von der oberen Muskellücke aus scheint in der Rumpfzone keine ektodermale Zelleinwanderung stattzufinden. Wenigstens konnte ich die Basalmembran hier nie durchbrochen finden (Taf. II, Fig. 18).

Der Faserstrang des Bauchmarks wird im Afterende nach hinten zu dünner, ist aber in der zusammengeflossenen Zellenmasse noch bis unter den After zu verfolgen. Aus der Rumpfzone tritt er zunächst noch in unverminderter Stärke in die Kopfzone hinüber. Erst wenn die die beiden Zooide trennende Einschnürung stärker wird, was stets an der ventralen Seite in viel höherem

Maße der Fall ist, als dorsal, wird er an dieser Stelle etwas dünner, teilweise vielleicht infolge von Dehnung durch das Wachstum der Zooide. In welcher Weise die Regeneration der Nervenfasern hier erfolgt, habe ich nicht verfolgen können; jedenfalls müssen die Fasern ja aus Umwandlung der dem Strang anliegenden Zellen hervorgehen, und kann der Behauptung, welche Semper für Nais aufstellt, wonach sich der Faserstrang des Bauchmarks in der Knospungszone nur durch Dehnung verlängern soll, unmöglich beigepflichtet werden.

Das Bauchmark der Knospungszone bleibt bis kurz vor der Trennung beider Zooide voneinander erhalten und wohl auch funktionsfähig. Seine Durchtrennung erfolgt durch ein immer weiter fortschreitendes Einschneiden der ventralen Einschnürung. Wenn diese den Darm erreicht hat, hängen die Zooide nur noch durch letzteren und die dorsale Partie des Hautmuskelschlauchs zusammen. Das zwischen der Trennungsstelle und den jungen Schlundkommissuren des Hintertieres gelegene Stück des Bauchmarks zerfällt. Es durchzieht infolge der eigentümlichen Mundbildung, wie weiter unten beschrieben werden wird, noch eine Zeit lang samt den Resten des Bauchmuskels und ventralen Ektoderms das Lumen des neugebildeten Pharynx (Taf, II, Fig. 19 und 34) und schwindet schließlich ganz.

Ich kann den Abschnitt über die Regeneration des Centralnervensystems nicht abschließen, ohne gewisser Elemente des Ektoderms Erwähnung zu thun, deren Vorhandensein ich oben schon kurz andeutete. Auf fast allen Querschnitten sieht man nämlich an der Basis des ektodermalen Epithels zwischen oder unter den sehr gleichartigen, blaß gefärbten, mit runden Kernen versehenen Epithelzellen andere Zellen liegen, die einen ganz abweichenden Charakter zeigen. Sie sind auf Schnitten von sehr verschiedener Größe und Form; die meisten liegen ziemlich flach der Basalmembran an, andere ragen höckerartig, noch andere mit einer Spitze oder Zacke zwischen die Epithelzellen hinein. Stets sind sie viel dunkler gefärbt als letztere, und ist ihr Kern undeutlich konturiert. Sie liegen auf Querschnitten durch eine Knospungszone im ganzen Umkreis des Hautmuskelschlauches, sind jedoch auf dem Rücken weniger, und unter dem Ventralmuskel noch spärlicher vorhanden. Auf Schnitten, welche nicht durch eine Knospungszone gehen, sind sie entschieden weniger vorhanden oder auch gar nicht erkennbar. Bei weitem am reichlichsten trifft man sie in dem den beiden Muskellücken und dem Seitenmuskel

anliegenden Ektoderm. In Knospungszonen sieht man sie hier zu einer Schicht aneinander gefügt, zuweilen zu mehreren übereinander liegend, offenbar in Vermehrung begriffen und an der Einwanderung der ektodermalen Elemente in die Leibeshöhle lebhaft beteiligt. In den eingewucherten Zellenmassen lassen sie sich freilich nicht deutlich mehr von den anderen Elementen unterscheiden. Nur so viel kann ich sagen, daß auf manchen meiner Querschnitte die Wucherungen in der Leibeshöhle ganz deutliche Unterschiede in der Größe, Form und Intensität der Kernfärbung ihrer Zellen erkennen lassen. Insofern ist also SEMPER's Satz (17): „vielmehr scheinen innerhalb der jungen Knospungszone alle zwischen Darm und Epidermis liegende Bildungszellen gleichartiger Natur zu sein" nicht richtig. Auf einigen in stärkerer Vergrößerung gezeichneten Abbildungen habe ich jene subepithelialen Zellen wiederzugeben versucht, z. B. in Taf. I, Fig. 7, 8, 11, 12, Taf. II, Fig. 18. — Um sie auch in der Flächenansicht zu sehen, habe ich zwei mir von Herrn Professor R. HERTWIG freundlichst zur Verfügung gestellte Präparate des aufgespaltenen und flächenhaft ausgebreiteten Hautmuskelschlauchs von Chaetogaster untersucht und selbst tangentiale Schnitte durch den Hautmuskelschlauch von Chaetogaster gemacht, die teils zu diesem Zweck flach gepreßt wurden. Auf diesen Präparaten zeigen sich nun zwischen dem Epithel und der Muskulatur große Zellen von unregelmäßigem Umriß, die in mehrere Ausläufer ausgehen und ganz das Aussehen multipolarer Ganglienzellen haben. Oft sieht man einige von ihnen durch Fasern verbunden. Von anderen gehen Fasern aus, die sich eine Strecke weit verfolgen lassen (Taf. I, Fig. 10).

Es liegt die Vermutung nahe, daß wir es hier mit einem ektodermalen Nervenplexus zu thun haben, wie ihn O. HERTWIG für Sagitten, SCHAUINSLAND für Priapuliden und O. und R. HERTWIG für Medusen, Actinien, auch R. HERTWIG für Ctenophoren (3, 4, 5, 6, 15) nachgewiesen haben. Ich muß jedoch ausdrücklich hervorheben, daß ich bei dieser Arbeit auf das genauere Studium der erwähnten Elemente habe verzichten müssen. Ich hoffe in Zukunft noch einmal darauf zurückzukommen und kann daher dieses Mal nur die Vermutung aussprechen, daß hier ein ektodermaler Nervenplexus mit zahlreichen großen Ganglienzellen vorliegt, welche wahrscheinlich eine wichtige Rolle bei der Regeneration des Centralnervensystems spielen.

Da ich bei der vorliegenden Arbeit zu ganz anderen Resul-

taten gelangt bin, als Semper, der dieselben Untersuchungen gemacht hat (17), so muß ich noch mit einigen Worten darauf eingehen, in welcher Weise Semper die Regeneration der oberen Schlundganglien und Schlundkommissuren schildert. Nach seiner Darstellung wachsen vom Bauchmark zwei Zellenstränge dem Rücken zu und bilden die Schlundkommissuren. Gleichzeitig wachse von der „Seitenlinie", also von der hier als obere Muskellücke bezeichneten Stelle ein ektodermaler Zellenstrang in die Leibeshöhle hinein und bis zum Darm vor, an dessen dorsaler Wand sich das Ende dieses letzteren Zellenstranges mit dem Ende der Schlundkommissur vereinige und sich verdicke.

Diese Verdickung bilde das obere Schlundganglion, das „dorsale Schlundganglion" nach Semper's Ausdrucksweise. Diese Schilderung illustriert er durch die in Taf. XII, Fig. 9 seiner Arbeit beigegebene Abbildung eines Querschnittes, auf welche er wiederholt hinweist. Demgegenüber muß ich behaupten, daß von der „Seitenlinie" kein besonderer Strang unabhängig von dem aus der unteren Muskellücke und vom Bauchmark ausgehenden auswächst. Richtig ist nur das Auswachsen zweier Zellenstränge vom Bauchmark aus, welches mit dem Ektoderm der Muskellücken zusammen eine wuchernde Zellenmasse bildet. Und was die oben angeführte Abbildung anbetrifft, so bin ich sicher, daß sie vollkommen falsch ist. Die als „dorsale Schlundganglien" bezeichneten runden, der Darmwand dicht ansitzenden Zellenkomplexe, welche er dort abbildet, sind wohl jedenfalls die hinter den oberen Schlundganglien liegenden Pharynxganglien. Als solche erkennt man sie sofort, wenn man diese Querschnittsbilder häufiger gesehen hat. Die oberen Schlundganglien haben weder diese runde Form, noch liegen sie jemals dicht, wie angeschmiegt der dorsalen oder, wie das bei dem einen der in jener Abbildung gezeichneten der Fall ist, gar der seitlichen Darmwand an, während die Schlundganglien durchaus dieses Verhalten zeigen. Aber weder die Schlundganglien noch die oberen Schlundganglien kommunizieren jemals durch einen jederseits doppelten Zellenstrang mit dem Bauchmark, resp. dem Ektoderm der oberen Muskellücken.

II. Die Regeneration des Darmes.

Ich beginne mit der Beschreibung der Anlage des Vorderdarmes. Sie tritt viel später ein, als die der Schlundkommissuren und oberen Schlundganglien. Erst wenn die ersteren schon eine

ziemliche Länge erreicht und sich an den Enden zur Anlage der oberen Schlundganglien umgebildet haben, erscheint in der ventralen Darmwand eine Verdickung. Der Darm hat zuinnerst ein Epithel aus einer Schicht sehr großer, sich schwach färbender Zellen. Dieses Epithel wird nach außen von einer meist deutlich sichtbaren Basalmembran begrenzt. An ihr finden sich unter und zwischen den Epithelzellen kleinere, sich etwas stärker färbende Zellen und zwar im ganzen Umkreise des Darmquerschnittes. Bald findet man sie reichlicher, bald spärlicher; auf manchen Querschnitten scheinen sie ganz zu fehlen. Auf einigen in stärkerer Vergrößerung abgebildeten Schnitten habe ich sie wiederzugeben versucht. Namentlich verweise ich auf die mit dem Prisma möglichst sorgfältig gezeichnete Fig. 31, Taf. II; cf. auch Taf. II, Fig. 22, 26, 27 und die jene Elemente im Enddarm darstellende Fig. 17. Auch Semper (17) und Vejdovsky (18) thun ihrer Erwähnung. Diese kleinen Zellen sieht man sich nun in der Kopfzone vermehren, besonders an zwei Punkten, welche die ventrale Strecke des Darmquerschnittes begrenzen (Taf. II, Fig. 22). Von diesen beiden Punkten schreitet die Zellenvermehrung nach der Sagittalebene zu fort und bildet alsbald an der ventralen Darmwand einen mächtigen Haufen kleiner, dunkler, nicht deutlich voneinander abgegrenzter Zellen. Das Darmepithel selbst beteiligt sich an diesem Vorgang gar nicht. Der erwähnte Zellenhaufen an der ventralen Darmwand ist die entodermale Pharynxanlage (Taf. II, Fig. 23, 24).

Diese erhält nun ein Lumen, und zwar sieht man zunächst einen vertikalen Schlitz in ihr entstehen, welcher weder nach dem Darm zu, noch ventralwärts nach außen durchbricht, und von dem die länglichen Kerne der Pharynxanlage nach allen Seiten divergierend ausstrahlen. Dieser Umstand veranlaßte Semper zu der Annahme, daß das Pharynxlumen sich durch „Auseinanderweichen der Zellen“ bilde.

Im Gegensatz zu dieser Ansicht bin ich vielmehr zu der Ueberzeugung gelangt, daß der neue Schlund als eine Aussackung der ventralen Darmwand aufzufassen ist, und zwar auch da, wo sein Lumen nicht von Anfang an mit dem Inneren des Darmes kommuniziert. Das Lumen des jungen Pharynx bleibt eben zunächst durch Zusammenpressen der Seitenwände fest verschlossen. Ich werde durch folgende Umstände zu dieser Annahme bewogen: Erstens kommt es doch, wenn auch ausnahmsweise, vor, daß man einen vom ventralen Rand des Darmlumens senkrecht nach unten

in die Schlundanlage hineinführenden Schlitz findet (Taf. II, Fig. 26). Hier ist eben der Verschluß des Pharynxlumens gegen den Darm unterblieben. Zweitens sieht man in dem ventralen Rande des Darmlumens meist genau in der Verlängerung des erwähnten Schlitzes eine Kerbe zwischen zwei Epithelzellen, die zuweilen noch fast bis zum oberen Ende des Schlitzes reicht und die Stelle der Abschnürung des letzteren bezeichnet. Am besten wird jedoch die behauptete Darmausstülpung durch die genaue Betrachtung der das Darm- und das Pharynxlumen umgebenden Zellen erwiesen.

Der junge Schlund, welcher nur an einer kleinen Stelle der Darmwand, nicht etwa in einer Längslinie, entsteht, wächst nämlich zunächst nach vorn und unten zu in die Länge, sehr wenig jedoch nach hinten. Man sieht also sein schlitzförmiges Lumen in einer Querschnittserie überall von einem eigenen Epithel umgeben, welches auch sein oberes Ende von dem Darmepithel trennt. Nur in der Nähe des hinteren Endes der Schlundanlage finden sich regelmäßig einige wenige, aufeinander folgende Schnitte, in denen der Schlitz bis an das Darmepithel heranreicht. Es ist das die Stelle der Aussackung. Am besten werden diese Verhältnisse wohl von Fig. 30 der Taf. II illustriert, welche einen sagittalen Längsschnitt durch eine junge Pharynxanlage zeigt, und welche ich mit Hilfe des Prismas so genau, als mir das möglich war, wiedergegeben habe. In der ventralen Darmwand liegen über der sich an sie anschließenden Schlundanlage die wenigen flachen, großen Zellen des Darmepithels. Das Lumen des Pharynx ist im vorderen Teil sichtbar, im hinteren jedoch durch die sich aneinander legenden Schlundwände zum Verschwinden gebracht. Es wird jedoch auch hier durch ein einschichtiges Epithel markiert, dessen langgestreckte Kerne in regelmäßiger Anordnung die ganze Schlundanlage umgeben und gegen das Darmepithel abgrenzen. Nur an einem Punkte (in der Zeichnung mit * bezeichnet) geht das Pharynxepithel in das Darmepithel über. Das ist zweifellos der Punkt der Ausstülpung. Entstände das Pharynxlumen durch Auseinanderweichen der Zellen, so müßte auch an jenem Punkte Darmepithel und Schlundepithel von einander zu unterscheiden sein.

Das Lumen des jungen Schlundes erscheint also in der Regel gegen das Darmlumen, aus welchem es hervorgegangen ist, von vornherein abgeschlossen, was sich übrigens aus einem rein physiologischen Grunde erklären läßt: die junge Schlundanlage soll

offenbar vor der Berührung mit den den Darm passierenden Nahrungsbestandteilen durch möglichst vollkommenen Abschluß geschützt werden. Auch ist ein solcher Schutz hier besonders angezeigt, da die Nahrung des Wurmes hauptsächlich aus kleinen Crustaceen besteht, die er lebend verschlingt, und die sich oft noch im Darm lebhaft bewegen. Nachdem nun die Darmausstülpung und mit ihr das schlitzförmige Lumen der Pharynxanlage eine kleine Strecke weit nach vorn gewachsen ist, beginnt jener Schlitz sich an seinem vorderen Ende zu gabeln. Der Schnitt in Fig. 28 (Taf. II) hat genau den Punkt der Gabelung, Fig. 29 (aus einer anderen Schnittserie) die beiden so entstandenen Aste des Lumens weiter vorn getroffen. Die Pharynxanlage bildet so also zwei Zipfel, welche nach vorn, unten und außen gerichtet, etwas divergieren, und in dieser Richtung weiter wachsen.

Bevor ich in der Beschreibung der weiteren Ausbildung des Schlundes fortfahre, muß ich nun einer Bildung Erwähnung thun, welche etwa auf diesem Stadium der Entwickelung eintritt und nachher zur Entstehung der neuen Mundöffnung führt. Aus der an der Ventralseite die Rumpf- und Kopfzone trennenden Epidermiseinschnürung bilden sich nämlich zwei zunächst ganz unbedeutende Ektodermeinstülpungen in der Kopfzone, welche paarig zu beiden Seiten des Ventralmuskels in den unteren Muskellücken auftreten. Sie sind schräg zur Längsachse von vorn unten nach hinten und oben gerichtet. Infolgedessen bekommt man sie weder auf Quer- noch auf Längsschnitten in ihrer Längenausdehnung zu Gesicht. Fig. 9 in Taf. I und Fig. 39 in Taf. III zeigen sie auf Querschnitten. In Fig. 40 der Taf. III ist ein solches Ektodermsäckchen in stärkerer Vergrößerung und durch einen schrägen Schnitt annähernd längs getroffen abgebildet. Diese Ektodermeinstülpungen erreichen jedoch nie eine bedeutendere Größe. Sie bleiben vielmehr ganz klein und ragen nur wenig in die Zellenmasse hinein, welche aus der unteren Muskellücke in die Leibeshöhle hineinwuchert.

In diesem Zustande werden sie von den paarigen Zipfeln der unterdessen größer und namentlich breiter gewordenen Pharynxanlage erreicht, welche gerade auf sie zuwachsen. Jene vereinigen sich mit den Ektodermeinstülpungen, ihre Lumina brechen ineinander durch, und der junge Schlund kommuniziert nun schon durch zwei paarige Oeffnungen, welche eben durch die erwähnten Ektodermsäckchen gebildet werden, mit der Außenwelt (Taf. II, Fig. 34).

Das Stadium, auf welchem die paarigen Schenkel des Pharynx im Begriff sind, in die Ektodermeinsenkungen durchzubrechen, veranschaulichen die Fig. 43—46 in Taf. III. Sie stellen 4 aufeinander folgende Querschnitte einer Serie dar. In Fig. 43 ist gerade das vorderste Ende eines Schlundzipfels getroffen; im folgenden vor ihm liegenden Schnitt, Fig. 44, ist an derselben Stelle kein Lumen vorhanden. Er ist gerade zwischen dem Pharynxschenkel und der Ektodermeinsenkung hindurchgegangen. Letztere erscheint dann in den beiden folgenden Schnitten. Sie liegt nur innerhalb dieser zwei je 10 μ dicken Schnitte, woraus man auf ihre unbedeutende Größe schließen kann.

Schon vor dem Durchbruch in die Ektodermsäckchen hat auch das Pharynxlumen sich erweitert. Der unpaare Schlitz sowohl, wie seine zwei vorderen Aeste nehmen eine im Querschnitt mehr abgerundete Form an. Besonders der unpaare Teil des Schlundes wächst immer mehr in die Breite und wird schließlich im Querschnitt halbmondförmig, indem er einen Teil des über ihm liegenden Darmes seitlich umgreift. Die beginnende Erweiterung des Pharynxlumens und seiner zwei Schenkel, oder richtiger nur eines derselben, weil der andere nicht in gleicher Richtung von dem Schnitt getroffen wurde, zeigen sehr deutlich die Fig. 31 und 32 der Taf. II. Diese geben Querschnitte wieder, die nicht ganz rechtwinklig auf die Längsachse des Wurmes, sondern annähernd in die Richtung einer der paarigen Schlundausmündungen fallen. Daher sieht man in Fig. 31 von dem einen Schlundast mehr als vom anderen, in Fig. 32 nur den Beginn des einen. Fig. 33 zeigt das bereits stark in der Transversalebene verbreiterte Schlundlumen. In Fig. 35 hat es bereits den halbmondförmigen Querschnitt erhalten. Auf noch älteren Entwickelungsstadien umgreift es sogar noch einen viel größeren Teil der Darmperipherie. Die Fig. 36—38 der Taf. II endlich geben eine Serie von 3 aufeinander folgenden Querschnitten, welche die paarige Ausmündung des Schlundes zeigen. Der erste von ihnen (Fig. 36) zeigt nur die nebeneinander liegenden Aeste des Pharynxlumens durchschnitten. Auf den folgenden nähern sie sich dem Außenrand und münden in ihn. Diese Reihe wäre durch den in Fig. 35 abgebildeten (jedoch einer anderen Serie angehörenden) Schnitt zu ergänzen, welcher als vor dem in Fig. 36 wiedergegebenen liegend zu denken ist, da er den noch unpaaren Teil des Schlundes darstellt.

Ich habe nun zu zeigen, in welcher Weise der unpaare Mund aus den paarigen Pharynxmündungen hervorgeht. Der Mund entsteht nicht aus irgend einer neuen Anlage, sondern entwickelt sich lediglich durch Wachstumserscheinungen aus den schon vorhandenen, im Vorstehenden geschilderten Anlagen, durch „ungleichmäßiges Wachstum derselben“ sozusagen. Zunächst vergrößert sich der unpaare Pharynxabschnitt auf Kosten der anfangs noch recht langen paarigen Ausführungsgänge, indem bei seiner fortschreitenden Verbreiterung immer mehr von dem letzteren in ihn übergeht. Ferner wächst aus einer Partie des Ektodermes an der Ventralseite des Wurmes eine Falte hervor, welche sich wie eine Unterlippe über die ventrale Epidermiseinschnürung herüberlegt oder diese doch wenigstens erreicht. Sie bildet später den ventralen Rand der Mundöffnung. Im Grunde dieser Falte liegen dann die zwei ektodermalen Schlundöffnungen. Taf. III, Fig. 41 zeigt diese Falte im sagittalen Längsschnitt. Innerhalb dieser Falte rücken nun die paarigen Schlundöffnungen zusammen, indem ihr Außenrand bedeutend stärker wächst, als ihr Innenrand, und drängen dadurch die zwischen ihnen liegende Partie der Epidermis samt Ventralmuskel und Bauchmark in die Höhe. Gleichzeitig aber wachsen die beiden Schenkel des Schlundes, da wo sie vom unpaaren Pharynx abgehen, entsprechend dem schon oben erwähnten Breitenwachstum des letzteren immer mehr zusammen, umgreifen die in die Höhe geschobene ventrale Gewebepartie (samt Bauchmark etc.) und vereinigen sich unter ihr mit den zusammenrückenden ektodermalen Mündungen. So entsteht der unpaare Mund. Dadurch kommen das Bauchmark, der Ventralmuskel und der Rest der Epidermis der Ventralseite in das Pharynxlumen hinein zu liegen, wo sie alsbald vollkommen resorbiert werden, nachdem sie schon kurze Zeit vorher an der Trennungsstelle beider Zooide durchgerissen sind. So erklärt es sich also aus dem Wachstum des neugebildeten Kopfes, daß man auf Schnitten das auf den ersten Blick etwas frappierende Bild eines mitten im Schlunde gelegenen Gewebestranges erhält, dessen einzelne Bestandteile infolge der rapiden Resorption meist kaum oder nur undeutlich noch zu erkennen sind (Taf. II, Fig. 19). Fig. 34 auf Taf. II zeigt das Stadium, wo die paarigen Mündungen noch weit voneinander entfernt sind, während die Schlundschenkel schon das Bauchmark umschlossen haben. Die Fig. 51, 52 und 53, Taf. III, veranschaulichen das Zusammenwachsen der paarigen Oeffnungen, wodurch der Ventralmuskel und das Bauchmark in die Höhe an den alten Darm hinauf gedrängt werden.

Es ergiebt sich nun die Frage, wo in dem ausgebildeten Munde, resp. in den paarigen Ausmündungen des Pharynx die Grenze zwischen Ektodermeinstülpung und entodermalem Schlund zu suchen sei. Ein Winkel, eine Einknickung oder dergl., wodurch diese Grenze kenntlich würde, ist nicht vorhanden. Dagegen sieht man auf Längsschnitten einen histologischen Unterschied in dem den Schlund auskleidenden Epithel. Der äußere Teil desselben besteht aus hohen, gleichartigen Zellen, ist ein reines Cylinderepithel, das aber nicht weit hineinreicht und ziemlich unvermittelt in das bei weitem den größten Teil des Schlundes bekleidende Epithel unregelmäßiger, flacherer Zellen übergeht. Letzteres muß den entodermalen Schlund, das Cylinderepithel die ektodermale Mündung desselben bezeichnen (Taf. III, Fig. 41 und 42).

Auf diesem Entwickelungsstadium hängen die Zooide noch durch den Darm und eine dorsale Brücke des Hautmuskelschlauches zusammen. Nun aber erfolgt die Abtrennung an der Stelle der nicht sehr bedeutenden dorsalen Einschnürung der Epidermis, indem hier Hautmuskelschlauch und Darm durchreißen. Ob das infolge einer willkürlichen Konstration des Hintertieres geschieht, welches ja nun schon längst mit einem fertig entwickelten Centralnervensystem versehen ist und daher auch selbständiger Bewegungen fähig sein muß, oder ob bloß das Gewicht des nachgeschleppten hinteren Zooids den Durchriß veranlaßt, muß ich dahingestellt sein lassen. Das Ende des alten Darmes hängt dann noch eine Zeitlang aus dem Vorderende des Kopfes heraus und wird allmählich von vorn nach hinten zu resorbiert (Taf. III, Fig. 42).

Zur Vollendung der Regeneration des Vorderdarmes ist nun noch erforderlich, daß der neue Schlund mit dem alten Darm in Verbindung tritt. Beide sind, wie Fig. 42 zeigt, durch eine lange Epithelstrecke voneinander getrennt. Diese besteht mit Ausnahme einer kleinen Stelle, wo die Ausstülpung des Schlundes aus dem Darm erfolgte (s. o.), aus zwei Schichten, dem Epithel des Pharynx und dem des Darmes. Unmittelbar hinter dem ersteren dagegen gehen beide in der Darmwand ineinander über. Der Durchbruch wird nun dadurch vorbereitet, daß von jenem Punkt der Schlundausstülpung eine kleine Strecke weit nach vorn zu in der Mittellinie der dorsalen Schlundwand das Pharynxepithel auseinanderweicht, wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem starken Breitenwachstum, indem die Seitenränder des Schlundes den Darm zu umwachsen streben. Letzterer und der Schlund sind an dieser Stelle dann nur noch durch das Darmepithel getrennt, dessen

Elemente alsbald deutlich den beginnenden Zerfall erkennen lassen. Ihre Umrisse sind ganz unregelmäßig, ihre Zellkerne kaum noch oder gar nicht mehr zu erkennen, kurz, ich kann ihr Aussehen wohl am treffendsten als zerfetzt bezeichnen. Ich muß zur besseren Erläuterung hier auf die in Taf. III abgebildeten drei Querschnitte Fig. 47—49 verweisen. Sie sind einer Schnittreihe entnommen, und zwar folgen Fig. 47 und 48 unmittelbar aufeinander, während der Schnitt in Fig. 49 zwei oder drei Schnitte weiter nach hinten liegt und durch das hinterste Ende des Schlundes, unmittelbar vor seinem Uebergang in den Oesophagus geführt ist. Hier sehen wir deutlich dorsale Darmwand und Schlundwand ineinander übergehen. Fig. 48 zeigt das Auseinanderweichen des Schlundepithels, und ebenso wie Fig. 49 die Degeneration des Darmepithels, Fig. 47 endlich läßt beide Epithelien noch aufeinander liegend und intakt erscheinen. Das betr. Tier stand also unmittelbar vor dem Durchbruch des Schlundes in den Darm, und wäre dieser Durchbruch dicht vor dem Hinterende des Pharynx, da, wo auch die Ausstülpung desselben vor sich ging, erfolgt, nämlich an der von Fig. 48—49 bezeichneten Stelle. Indessen hat man hier nicht das Bild, als ob eine zeitweilig zugepreßt gewesene Oeffnung sich wieder erweitere und wieder wegsam werde, sondern die Aussackungsöffnung war vollkommen verwachsen und wird erst wieder durch den Zerfall des Darmepithels, nachdem das Pharynxepithel auseinandergewichen, geöffnet. Der Vollständigkeit halber habe ich hier noch in Fig. 54 den einer anderen Serie angehörenden Querschnitt eines noch nicht so weit entwickelten Pharynx abgebildet, weil derselbe sehr deutlich den Punkt der Schlundausstülpung, an dem das Pharynxlumen und das Darmepithel unmittelbar aneinander grenzen, zeigt. In Taf. III Fig. 50 sehen wir den Durchbruch erfolgt. Der neue Schlund ist nun funktionsfähig, und die Neubildung des Vorderdarmes erscheint vollendet.

Was die Regeneration des Mitteldarmes anbetrifft, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß dieselbe ebenfalls von den kleinen subepithelialen Zellen des Entoderms ausgeht, welche bei der Pharynxanlage eine so wichtige Rolle spielen. Sie sind es offenbar, die sich vermehren und dadurch neues Material zur Verlängerung des Darmepithels liefern. Denn erstens ist an den Epithelzellen selbst nichts zu bemerken, was auf eine direkte Vermehrung derselben hindeutete, und zweitens sehen wir jene kleinen Zellen nicht bloß an den Punkten, von denen die Schlundanlage ausgeht, sondern im ganzen Umkreise des Darmes liegen, sowohl

in der dorsalen Wand desselben, als an den Seiten. Es deutet also dieser Umstand, wie mir scheint, mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß sie der Regeneration des Darmes dienen. Derselben Ansicht ist auch Semper. Daß das Wachstum des Darmes eben auf Neubildung von Zellen beruht, scheint mir selbstverständlich, und kann ich der Angabe v. Kennel's, welcher den Darm des Ctenodrilus pardalis sich in der Knospungszone nur durch Dehnung verlängern läßt, nicht nur für den Chaetogaster, sondern auch für den Ctenodrilus unmöglich beipflichten. v. Kennel sagt (9) in Bezug auf Darm, Blutgefäß und Muskulatur des Ctenodrilus pardalis: „Offenbar zeigen alle diejenigen Organe, die bei der später erfolgenden Teilung zerreißen müssen, von Anfang an keine Vermehrung ihrer Elemente, sondern eine Dehnung der vorhandenen." Dasselbe behauptet Semper in Bezug auf die Längsnerven und den Bauchmuskel von Nais (18). Diese Annahme setzt voraus, daß die Dehnbarkeit der genannten Gewebe, resp. Organe eine ebenso unbegrenzte sein müßte, wie die Knospungsfähigkeit, resp. Vermehrungsfähigkeit der betr. Würmer. Ich brauche sie daher wohl nicht eingehend zu widerlegen.

Die Bildung des neuen Afters erfolgt auf die denkbar einfachste Weise: nachdem die dorsale Brücke zwischen beiden Zooiden durchgerissen ist, schließt sich die Wunde sofort durch den Hautmuskelschlauch, welcher sich um das abgerissene Darmende des Vordertieres fest zusammengepreßt und so ein stumpf abgerundetes Schwanzende bildet. In dieser Stellung verwächst der Hautmuskelschlauch einfach mit den Rändern des abgerissenen Darmes. Ich habe wiederholt soeben abgetrennte Vordertiere daraufhin untersucht, ob irgend eine ektodermale Einstülpung erkennbar sei, jedoch nichts derartiges gefunden. Man könnte ja glauben, daß nach der Vereinigung der Epidermis mit dem Darmende eine von ersterer ausgehende Einstülpung stattfände. In diesem Falle wären aber wohl an Längsschnitten durch den Enddarm histologische Unterschiede des ektodermalen und entodermalen Darmepithels wahrnehmbar, oder müßte man doch wenigstens das eingestülpte Ektoderm vor seiner Verwachsung vom Entoderm unterscheiden. Von alledem ist nichts zu sehen. Im Gegenteil sieht man das Ektoderm mit seinen dunkleren und regelmäßigen Zellen im Umkreise des Afters mit dem blasseren, auch durch größere Zellkerne ausgezeichneten hohen Darmepithel zusammenstoßen. Ganz besonders deutlich zeigte mir das der in Fig. 57, Taf. III, abgebildete sagittale Längsschnitt durch das Schwanzende

eines hinteren Zooids. Von jenem hatte sich also sein ehemaliges Hintertier schon vor längerer Zeit abgelöst, und war daher der betr. After vollkommen fertig entwickelt. Dennoch zeigte sich die Grenze zwischen entodermalem Darmepithel und ektodermaler Epidermis, namentlich dorsal vom After sehr scharf, und zwar in Form eines feinen, aber sehr deutlichen Striches. Der After entsteht also direkt aus dem Mitteldarm. Mehrfach auch veranlaßte ich eine lebende Chaetogasterkette unter dem Mikroskop durch vermehrten Deckglasdruck zur Trennung der beiden ältesten Zooide (was regelmäßig und leicht gelingt), um an dem vorderen die Afterbildung zu studieren, und kontrollierte letzteres dann häufig, in Zwischenräumen von ein paar Stunden. Jedoch nichts, was einer ektodermalen Enddarmbildung vergleichbar wäre, habe ich finden können.

Am Schlusse meiner Schilderung der Regeneration des Darmes von Chaetogaster angelangt, will ich mir erlauben, gleich wie ich das bei der Besprechung des Centralnervensystems gethan, kurz auf Semper's Darstellung dieser Vorgänge einzugehen: erstens weil ich in Bezug auf die Bildung des Kopfdarmes (und dies ist ja der Hauptgegenstand sowohl der Semper'schen, wie meiner Untersuchungen gewesen) zu in vielfacher Hinsicht anderen Ergebnissen gelangt bin, wie der genannte Forscher, und zweitens weil Semper in Bezug auf seine Resultate ausdrücklich und wiederholt betont, daß er „über diesen Punkt wirklich ganz ins Klare gekommen" ist. Nach seiner Darstellung gehen vom Ektoderm aus schon gleich nach Anlage der Knospungszone zwei ektodermale Zellstränge, von ihm „Kiemengangwülste" genannt, auf den Darm zu und vereinigen sich an der Unterseite desselben. Hier bildet sich nun eine mächtige Wucherung der ventralen Darmwand.

In dieser Wucherung, sowie in den paarigen „Kiemengangwülsten" entstehen nun „durch Auseinanderweichen der Zellen" Höhlungen, also 3 an der Zahl, welche zunächst noch nicht mit einander kommunizieren. Erst später sollen die „Kiemengänge" und zwar gleichzeitig in das Lumen der unpaaren Schlundanlage und nach außen durchbrechen. Wie es möglich, daß Semper das Ausgehen der paarigen Schlundschenkel vom unpaaren Schlitz nicht gesehen hat, obgleich er dieses Stadium sogar abbildet (cf. Fig. 10 seiner Taf. XII), ist vollkommen unverständlich. Diese Zeichnung, von der er selbst sagt, daß sie den Beginn der Lumenbildung in den „Kiemengangwülsten" und dem unpaaren „Zell-

wulst“ darstellt (welche Lumina ja getrennt entstehen sollen), entspricht der Fig. 28 (Taf. II) dieser Arbeit. Nun soll noch eine vierte, unpaare, als Mundanlage bezeichnete Höhle zwischen Kopf- und Rumpfzone auftreten, und erst später nach unten und außen durch einen „rautenförmigen Spalt“ durchbrechen und sich schließlich auch mit den anderen, erstgenannten Lumina zu einem unpaaren Mund und Pharynx vereinigen. Diese Höhle und den rautenförmigen Spalt zu finden, habe ich mir umsonst die größte Mühe gegeben, obgleich man sie „sehr leicht“ sehen soll. Semper kann hier nur den Raum zwischen den beiden auseinanderweichenden Blättern des Dissepiments der Trennungsstelle (cf. Taf. I, Fig. 14) für die Mundanlage gehalten haben!

Die paarigen Schlundkanäle nennt Semper „Kiemengänge“, eine Auffassung, welche seinem Wunsche entsprang, möglichst viele Vergleichspunkte zwischen Anneliden und Wirbeltieren zu finden. Es kann hier natürlich nicht der Ort sein, Semper's weitläufige Ausführungen und seine Ideen über „die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere“ eingehend zu behandeln. Ich muß mich vielmehr darauf beschränken, seine Auffassung als jedes Beweises entbehrend kurz zurückweisen.

Im Anschluß hieran muß ich noch auf einen anderen Forscher nämlich Vejdovsky, zu sprechen kommen, dessen Darstellung und Deutung der regenerativen Bildung des Vorderdarmes im Chaetogasterkopf mindestens ebenso unrichtig ist, wie die Semper'sche. Vejdovsky hat nämlich in dem neu angelegten Chaetogasterkopf zwei Bildungen entdeckt, beschrieben und sogar abgebildet (18, Taf. VI, Fig. 19), welche, wie ich versichern kann, daselbst nicht vorkommen. Erstens verleiht er dem regenerierten Chaetogasterkopf eine lange unpaare, zum Pharynx werdende Ektodermeinstülpung, die eben nicht existiert, und zweitens „ein Paar embryonale Exkretionsorgane“. Nachdem Vejdovsky angeführt hat, daß die Embryonen der Oligochaeten in der Kopfhöhle ein Paar embryonaler Exkretionsorgane haben, die aber bald degenerieren, fährt er fort: „Mit Recht kann man voraussetzen, daß die embryonalen Exkretionsorgane bei allen Oligochaeten in den ersten Embryonalstadien zustande kommen, indem sie auch bei den durch Knospung und Teilung sich fortpflanzenden Familien erscheinen. Ich habe sie wenigstens sowohl bei Naidomorphen und Chaetogastriden, als bei Aeolosoma gefunden“. „Bei Chaetogaster sind es lange, zu beiden Seiten des eingestülpten Pharynx und des alten Magendarmes verlaufende dünnwandige Kanälchen,

die aber nicht wimpern. Mit dem mittleren und hinteren Teil begeben sie sich, wie bei Rhynchelmis, mehr an die Rückenseite, während das Vorderende sich mehr der Bauchseite nähert. Ob sie sich nach außen öffnen, konnte ich nicht ermitteln, sowie nicht die Frage entscheiden, ob sie direkt mit der Leibeshöhle kommunizieren oder nicht. Sie hören in der Region auf, wo der alte Darm in den späteren Oesophagus des neuen Tieres übergeht, und bei einzelnen Exemplaren wollte es mir scheinen, als ob das Lumen mit dem des Oesophagus zusammenhängt. Auch bei Chaetogaster verkümmern diese provisorischen Organe ganz spurlos und in derselben Weise, wie bei Rhynchelmis". Aehnliche, wenn auch etwas anders gestaltete Organe beschreibt Vejdovsky gleichzeitig von Nais elinguis und Aeolosoma. „Es ist klar genug", sagt er dann weiter, „daß ich in den in Rede stehenden Organen diejenigen Gebilde geschildert habe, welche Semper . . . als Kiemengänge deutet." Daß die von Vejdovsky als Exkretionsorgane in Anspruch genommenen Bildungen in der That nichts anderes sein können, als Semper's „Kiemengänge", halte auch ich für selbstverständlich; denn außer den paarigen Mündungen des Schlundes giebt es eben im Chaetogasterkopf keine ähnlichen Gebilde.

Aus der ganzen Darstellung Vejdovsky's geht hervor, daß er es unterlassen hat, Schnittserien anzufertigen und zu studieren. Hätte er sich dieser Mühe unterzogen, so hätte er unmöglich in solche Irrtümer verfallen können. Er hätte sich überzeugt, daß die lange ektodermale Einstülpung des Pharynx, welche er in der oben citierten Abbildung wiedergiebt, nicht vorkommt, hätte mit Leichtigkeit die ihm unbekannt gebliebenen Ausmündungen der paarigen Kanäle gefunden, und hätte gesehen, daß dieselben aus der Schlundanlage hervorgehen, eine Verbindung mit der Leibeshöhle aber nicht haben. Er hätte auch nicht diese Kanäle als „dünnwandig" bezeichnet, da sie in jüngerem Alter sogar von sehr derben Zellenmassen umhüllt werden, später zwar, wenn ihr Lumen sich vergrößert, eine dünnere Wand bekommen, jedoch immer noch von einer viel zu dicken Zellschicht umgeben bleiben, als daß der Ausdruck „dünnwandig" statthaft wäre. Vejdovsky hat vielmehr offenbar nur den ganzen Wurm im lebenden oder konservierten Zustande betrachtet, ohne, wie gesagt, seine vermeintlichen Untersuchungsergebnisse durch die Schnittmethode zu kontrollieren. Der Kopf des Wurmes ist aber im Gegensatz zu dem sehr durchsichtigen Körper infolge der dickwandigen Pharynx-

anlage und der mächtig entwickelten Muskulatur so undurchscheinend, daß man in der That sehr weniges an ihm deutlich erkennen kann. Eine eingehende Widerlegung der Vejdovsky'schen Deutung der paarigen Schlundkanäle erscheint im Hinblick auf die obige Darstellung der Pharynxbildung überflüssig. Nach Hatschek (2) finden sich dieselben übrigens während der Embryonalentwickelung nicht.

Anhangsweise will ich noch kurz referieren, was ich bei Gelegenheit dieser Arbeit über die Regeneration der anderen Organe wahrgenommen habe. Leider ist dasselbe nur sehr geringfügig, teils weil ich mich auf ein eingehendes Studium der betreffenden Fragen gar nicht eingelassen habe, teils weil die Verfolgung mancher Organbildungen bei Chaetogaster in der That sehr schwierig, wenn nicht unmöglich ist.

So ist es mir nicht gelungen, die Entstehung der Segmentalorgane bei der Regeneration zu erkennen. Die im Schwanzende, resp. der Rumpfzone befindliche, in starker Wucherung begriffene Zellenmasse ist so undurchsichtig, resp. zeigt auf Schnitten ein so einheitliches, undifferenziertes Aussehen, daß man durchaus nicht erkennen kann, zu welchen Organen ihre einzelnen Teile sich umwandeln werden.

Unmittelbar vor dieser Zellenmasse sieht man dann schon die jungen Segmentalorgane liegen. Ebenso geht es mit den Dissepimenten. Diese, wie die Segmentalorgane, die mesodermalen Bildungen an der Außenwand der Leibeshöhle und der des Darmes, und die Borstensäckchen (auf welche letztere ich noch specieller zurückkommen werde) scheinen sich alle aus der mächtigen Ektodermeinwanderung in der Rumpfzone, wie am Afterende zu entwickeln.

Ueber die Bildung der Blutgefäße, Muskulatur und Nerven habe ich keine Beobachtungen gemacht.

Die Entstehung der radialen Muskulatur des Kopfes ist übrigens leicht zu erkennen. Sie geht von dem mesodermalen Belag der Leibeshöhle und namentlich des Darmes in der Kopfzone aus. Die anfangs runden Zellen dieser Schicht verlängern sich in Fasern, welche wie ein Besatz von Haaren von der Darmwand ausstrahlen. Diese Fasern sind anfangs sehr zart und tragen in der Mitte einen oder wenige Kerne (Taf. II, Fig. 35). Später wird in der Längsrichtung der Fasern mehr Muskelsubstanz ausgeschieden, und gehen daraus die kräftigen, gestreckt spindel-

förmigen Muskelfasern hervor, welche, in der Nähe der Mitte einen oder zwei Kerne zeigend, im Querschnitt durch einen ausgebildeten Kopf wie Speichen eines Rades vom centralen Schlund zur Peripherie hinziehen.

Daß die Epidermis in der Knospungszone ebenfalls in die Länge wächst, ist leicht an ihrer Verdickung und der Vermehrung ihrer Elemente zu sehen.

Für das Studium der Entwickelung der Borstensäckchen scheint nun der Chaetogaster diaphanus ein sehr günstiges Objekt zu sein. Die Borstensäckchen liegen bei ihm bekanntlich als ein wichtiges Gattungsmerkmal in nur zweireihiger Anordnung an der Bauchseite und bilden die Hauptfortbewegungsorgane des Wurmes.

Sie legen sich schon auf sehr frühen Entwickelungsstadien der Knospungszone an, und zwar in der Kopfzone zu nur einem Paar, während in der Rumpfzone ihrer viele, je eins für jedes Segment angelegt werden. Nachdem die ektodermale Einwucherung in der Knospungszone schon eine gewisse Mächtigkeit erlangt hat, jedoch vor der definitiven Ausbildung der Schlundkommissuren und der ersten Schlundanlage gruppieren sich in der erwähnten Zellenmasse, und zwar in der unteren Muskellücke, einige Zellen zu einer kleinen kugeligen Gruppe zusammen: die Anlage des Borstensäckchens (Taf. II, Fig. 15*b*). Diese kugelige Gruppe grenzt sich auch alsbald von der umgebenden Zellenmasse durch einen feinen Strich ab und ist dadurch sehr ins Auge fallend. Die Anlagen rücken nun in die Höhe aus der ektodermalen Wucherung heraus; der kugelige Zellenkomplex wird oval und neigt sich dem Hautmuskelschlauche zu. Auf diesem Stadium sieht man schon einige feine, glänzende, zunächst noch ganz gerade Striche, die jungen Borsten, in ihm entstehen. Bei zunehmendem Wachstum schiebt sich das Borstensäckchen noch höher in die Leibeshöhle hinauf, wahrscheinlich von den jungen Borsten gehoben, welche, nun schon etwas gekrümmt und am Ende zweizähnig, die Epidermis erreicht haben und an ihr einen Widerstand gegen das Bestreben, in die Länge zu wachsen, finden. Endlich durchbrechen sie die Epidermis, ragen frei hinaus, und das Borstensäckchen rückt wieder an den Hautmuskelschlauch heran. In der Rumpfzone und am Afterende geht die Bildung der Borstensäckchen so schnell von statten, resp. es stehen ihre Anlagen so dicht in und über der eingewucherten Ektodermmasse, daß man auf Querschnitten oft ihrer 2 oder 3 in einem bloß

10 μ dicken Schnitt erhält. Das am meisten nach außen liegende und am höchsten hinauf gerückte ist dann stets das älteste von ihnen. In Taf. III, Fig. 55 sind zwei solche Anlagen getroffen, von denen die eine schon beginnt, Borsten zu entwickeln, während die andere noch nicht so weit vorgeschritten ist. In stärkerer Vergrößerung ist ein junges Borstensäckchen in Fig. 56 wiedergegeben, dessen Borsten schon mit fertig ausgebildeten zweizackigen Spitzen die Epidermis berühren, jedoch noch nicht durchbrochen haben. In diesem Schnitt waren ihrer 5 zu sehen, im ausgebildeten Borstensäckchen trifft man meist 7.

Diese Organe sind also, wie aus Vorstehendem ersichtlich, rein ektodermaler Herkunft, wie auch Vejdovsky (18) im Gegensatz zu Hatschek (2) hervorhebt. Dagegen stimmt Vejdovsky's Schilderung der Borstenbildung insofern nicht mit meinen Beobachtungen überein, als jener Forscher angiebt, daß jede Borste stets von nur einer großen an ihrer Basis im Grunde des Borstensackes liegenden Zelle ausgeschieden werde. Ich habe im Gegenteil Bülow's (1) Angabe bestätigt gefunden, daß jede Borste von mehreren Zellen produziert wird. Sieht man schon an den noch im Säckchen steckenden Borsten meist mehrere Zellkerne ihnen flach angedrückt, welche höchst wahrscheinlich zu Bildungszellen der Borsten gehören, so wird das behauptete Verhalten noch deutlicher erwiesen an den schon aus dem Säckchen herausgetretenen Borsten. Diese tragen sehr oft an ihrem frei in der Leibeshöhle liegenden Teil 2 oder 3 längliche, ihnen flach anliegende Zellen, resp. nur noch deren Kerne, wenn das Protoplasma bereits ganz aufgebraucht ist. Das können nur Zellen sein, welche die Substanz der Borsten ausscheiden. Jedoch habe ich von einem geschichteten Bau der Borsten, wie Bülow, oder von einer faserigen Struktur, wie Vejdovsky angegeben hat, trotz 1000-facher Vergrößerung und Oelimmersion nichts wahrnehmen können.

III. Rekapitulation und Vergleich der gewonnenen Resultate mit der Regeneration bei anderen Würmern.

Die thatsächlichen Ergebnisse meiner Untersuchungen an Chaetogaster diaphanus sind mithin, kurz zusammengefaßt, folgende:

Das Centralnervensystem, bestehend aus oberen Schlundganglien,

Schlundkommissuren und Bauchmark, geht aus einer ektodermalen Zellenwucherung unter Beteiligung der Ganglienzellen des alten Bauchmarks hervor. In den Zwischenräumen zwischen dem großen dorsalen Längsmuskel und dem Seitenmuskel, und in noch viel stärkerem Maße zwischen dem letzteren und dem Bauchmuskel wachsen nämlich vom Ektoderm aus Zellenwucherungen in die Leibeshöhle hinein und vereinigen sich mit den ebenfalls in starker Zellenvermehrung begriffenen Bauchmarkganglien der Knospungszone. Von dieser einheitlichen Zellenmasse wächst nun jederseits ein Strang nach dem Rücken zu und verdickt sich an seinem Ende keulenförmig zur Anlage des oberen Schlundganglions, welches auch sogleich mit dem der anderen Seite über dem Darm durch eine Kommissur in Verbindung tritt. Sind die genannten Organe auf diesem Entwickelungsstadium angelangt, so erfolgt nunmehr die ektodermale Zelleneinwucherung besonders intensiv durch die obere Muskellücke, also zwischen Dorsal- und Seitenmuskel. Von hier aus wird nun dem oberen Schlundganglion noch ein neuer Zellenkomplex hinzugefügt, und erfährt die Schlundkommissur ihre definitive Ausbildung. Das Bauchmark wächst sowohl in der Knospungszone als am freien Schwanzende, teils durch die Vermehrung seiner eigenen Zellen, teils durch die sich mit diesen vereinigenden paarigen Ektodermeinwucherungen in die Länge.

Der Schlund bildet sich durch eine entodermale Aussackung der ventralen Darmwand und wächst zu einer unpaaren Anlage mit paarigen nach vorn gerichteten Schenkeln heran, welche sich in zwei ganz geringfügige Ektodermeinsenkungen öffnen und später zum unpaaren Mund und Pharynx vereinigen. Der Vorderdarm ist also mit Ausnahme eines kleinen, die Mundöffnung enthaltenden, ektodermalen Teiles dem Entoderm zugehörig. Der Mitteldarm ergänzt sich durch Vermehrung seiner eigenen Elemente, welche in besonderen, außerhalb der eigentlichen Darmepithelzellen liegenden Zellen bestehen. Der Enddarm ist entodermal, und der After entsteht durch Verwachsung des abgerissenen Darmendes mit dem Hautmuskelschlauch.

Um die Rekapitulation meiner Untersuchungsergebnisse zu vervollständigen, erwähne ich schließlich noch die rein ektodermale Entstehung der Borstensäckchen, in welchen die Borsten von je mehreren Zellen ausgeschieden werden.

Ich will nun des Vergleiches halber zusammenstellen, was mir über die Organbildung bei der ungeschlechtlichen Vermehrung

von Würmern, speciell Oligochaeten, bekannt geworden ist. Dieses Gebiet ist bisher noch nicht sehr eingehend erforscht worden. Angaben hierüber haben gemacht: Bülow (1), v. Kennel (7), Rievel (14), Semper 17), Vejdovsky (18), v. Wagner (20, 21 und 22), Graf Zeppelin (23). Danach ist die Anlage des Centralnervensystems, soweit sie überhaupt beobachtet wurde, eine ektodermale. An Ctenodrilus monostylos hat Graf Zeppelin sie überhaupt nicht beobachtet; der Ctenodrilus pardalis bildet nach v. Kennel die oberen Schlundganglien sogleich paarig in der Epidermis des Kopflappens, wo sie auch liegen bleiben. Auch bei Aeolosoma tenebrarum entsteht nach Vejdovsky das obere Schlundganglion aus einer „unbedeutenden dorsalen Ektodermverdickung". Bülow fand an Lumbriculus variegatus die Bildung des Bauchstranges aus paarigen Ektodermanlagen. Semper giebt für Nais an, daß das Bauchmark aus einer unpaaren centralen Ektodermanlage und paarigen seitlichen Mesodermanlagen hervorgehen soll (?); das obere Schlundganglion und die Schlundkommissuren läßt er sich auch hier, ebenso wie bei Chaetogaster, aus zwei gesonderten Anlagen, nämlich vom Ektoderm und vom Bauchmark her entwickeln. Ich kann daher annehmen, daß die zuletzt genannten Teile des Centralnervensystems sich bei den Naiden in ähnlicher Weise bilden, wie ich das für Chaetogaster beschrieben habe. Ganz abweichend ist nach v. Wagner die Regeneration des oberen Schlundganglions der rhabdocölen Turbellarien. Hier entsteht es in seinen zelligen Teilen aus Bindegewebselementen, während die Längsnerven sich durch aus ihnen hervorwachsende Seitenäste ebenfalls an der Bildung beteiligen. Konnte auch bei der entfernten Verwandtschaft dieser Tiere mit den Anneliden eine übereinstimmende Entwickelung der regenerierten Organe nicht a priori erwartet werden, so muß dieser Befund doch um so mehr befremden, als gerade das Centralnervensystem im ganzen Tierreich mit großer Regelmäßigkeit aus dem Ektoderm seinen Ursprung nimmt.

Ueber die Bildung des Vorder- und Enddarmes werden sehr verschiedene Angaben gemacht. Bei der Bildung des Vorderdarmes ist doch wenigstens die Mundöffnung stets ektodermal. Seit v. Wagner's letzter Mitteilung (22) ist über einen rein entodermalen Vorderdarm nichts bekannt. Nach jener soll nämlich Lumbriculus zwar zuerst einen provisorischen ganz entodermalen Pharynx und Mund bilden, darauf aber durch eine unpaare Einstülpung der Oberhaut diese Organe definitiv vom Ektoderm her anlegen. Eine

unpaare ektodermale Mundbildung hat auch Ctenodrilus monostylos (23). Das Gleiche behauptet Vejdovsky von Aeolosoma. Die Pharynxanlage soll hier in einem „blinden Sack, welcher wohl nur durch die Einstülpung des Epiblasts entstand", bestehen. Ich werde auf diese Angabe, deren Richtigkeit mir zweifelhaft erscheint, noch im folgenden Kapitel zurückzukommen haben, wo ich bei dem Vergleich der ontogenetischen mit der regenerativen Entwickelung die bei letzterer vorkommende paarige Mundanlage zu erklären versuchen werde. Die „Anlage des Schlundes" besteht bei Ctenodrilus pardalis nach v. Kennel (7) in zwei paarigen Einwucherungen des Ektoderms, die dann je einen Spalt erhalten. Ueber die weitere Ausbildung sind jeoch keine Beobachtungen gemacht. Semper läßt Pharynx und Mund bei Nais ebenso, wie bei Chaetogaster, aus drei verschiedenen Anlagen hervorgehen, einer ektodermalen Mundeinsenkung, zwei ebenfalls ektodermalen „dicken Zellwülsten", seinen „Kiemengangwülsten", die Lumina erhalten und mit dem Darm an dessen Dorsalseite in Verbindung treten, so den dorsalen Teil des Pharynx bildend. Die ventrale Partie des Darmes dagegen bilde, als dritter Teil der ganzen Anlage, den einzigen entodermalen Bestandteil derselben. Daß Semper hier vielleicht das Verhältnis des ektodermalen zum entodermalen Teil des Vorderdarmes ebenso unrichtig beurteilt hat wie bei Chaetogaster, kann ich in Ermangelung eigener Erfahrungen nur vermutungsweise andeuten. Jedoch erscheint es durch diese Schilderung Semper's sehr wahrscheinlich gemacht, daß sich auch bei Nais, ähnlich wie bei Chaetogaster, der Mund paarig anlegt. Bei den Microstomiden ist endlich nach v. Wagner (20) auch die Mund- und Pharynxbildung eine von den Anneliden ganz abweichende. v. Wagner fand nämlich: „daß abgesehen von dem der Epidermis entstammenden Mundbuchtepithel der gesamte Pharynx, sowie sein Nervenring und Drüsenapparat parenchymatischen Ursprungs sind."

Die Bildung des Afters, resp. Enddarmes ist stets unpaar, unterliegt jedoch in Bezug auf die hierzu verwandten Keimblätter großen Verschiedenheiten. Rievel (14) fand, daß sich der After bei Ophryotrocha, Lumbricus, Allolobophora und Nais durch einfaches Verwachsen des Darm- und Epidermisepithels bildet. Ich muß jedoch bemerken, daß er an künstlich geteilten Würmern experimentiert und nicht die selbständige Regeneration bei der ungeschlechtlichen Vermehrung (die ja bei einem Teil seiner Untersuchungsobjekte überhaupt nicht vorkommt) studiert hat. Ob

daher seine Resultate für die hier vorliegende Frage in Betracht kommen können, wage ich nicht zu entscheiden. Sicher kann man das nur bejahen, wenn man wie v. Kennel (8) und Lang (13) die Regenerationsfähigkeit als das primäre Moment auffaßt, welches erst die ungeschlechtliche Vermehrung ermöglicht. In dieser Hinsicht ist jedenfalls der Gegensatz zwischen der Semper'schen Schilderung der Mundanlage der knospenden Nais zu dem Befunde Rievel's an dem künstlich geteilten Wurm auffallend und bemerkenswert. Was jedoch den Enddarm anbetrifft, so dürfte er wohl bei der ungeschlechtlichen Vermehrung in der gleichen Weise angelegt werden, wie es bei der künstlichen Teilung geschieht, da auch, wie ich oben gezeigt habe, der knospende Chaetogaster und nach v. Wagner (21) Lumbriculus dieselbe rein entodermale Bildungsweise zeigen. Anders verhalten sich Ctenodrilus monostylos und Ctenodrilus pardalis. Bei diesen wird der Enddarm vom Entoderm her eingestülpt, und bildet insbesondere der letztgenannte Wurm nach den von v. Kennel (7) gegebenen Abbildungen schon vor der Trennung der Zooide sehr stark entwickelte ektodermale Proctodaeumanlagen.

In der vorstehenden Zusammenstellung meiner Untersuchungsergebnisse mit denen anderer habe ich zu zeigen versucht, wie gleichartig sich im allgemeinen bei den Anneliden die Keimblätter bei der Regeneration des Centralnervensystems verhalten, in wie verschiedener Weise dagegen die Bildung des Darmes erfolgt, sowohl in Bezug auf die Beteiligung der Keimblätter am Enddarm, als auf die paarige oder unpaare Mundanlage. Als für meine folgenden Betrachtungen wichtig hebe ich namentlich das Vorkommen entodermaler Entstehung des Enddarmes und paariger Mund- und Pharynxanlagen hervor.

IV. Vergleich mit der Oretogenie und allgemeine Bemerkungen.

Ueber das Verhältnis der ontogenetischen Organentwickelung zu der bei der ungeschlechtlichen Vermehrung stattfindenden ist bisher erst weniges bekannt geworden. Seitdem man sich gewöhnt hatte, die ursprünglich nur auf die Wirbeltiere bezügliche Keimblättertheorie auch auf alle Wirbellosen auszudehnen, hielt man es für selbstverständlich daß die ontogenetisch aus einer bestimmten Keimschicht hervorgegangenen Organe auch bei der

ungeschlechtlichen Vermehrung aus den entsprechenden Geweben erzeugt werden müßten. Ja, es haben sogar einige Forscher die Ansicht vertreten, daß alle histologisch und physiologisch gleichwertigen Teile des Tierkörpers im ganzen Tierreich aus den gleichen Keimblättern hervorgegangen sein sollen. Diese Auffassung ist so fest eingewurzelt, daß sie sich noch bis in die neueste Zeit eine gewisse Herrschaft bewahrt hat, obgleich schon seit den letzten zwei Jahrzehnten nicht wenige Thatsachen festgestellt worden sind, welche ihr widerstreiten. Der Herrschaft der Keimblättertheorie ist es also wohl zuzuschreiben, daß sich nur selten das Bedürfnis geäußert hat, die in der Erforschung der Ontogenie gewonnenen Resultate durch Beobachtungen an knospenden Tieren zu kontrollieren und zu ergänzen. So ist es denn der neuesten Zeit vorbehalten geblieben, zu konstatieren, daß die regenerative Organentwickelung auf ganz anderer Grundlage erfolgen könne, als die embryonale; und ist es namentlich ein Verdienst Seeliger's, zu dieser Frage wertvolle Beiträge geliefert zu haben.

Die Vergleichspunkte, resp. Gegensätze zwischen ontogenetischer und regenerativer Entwickelung beziehen sich sowohl auf die äußeren Vorgänge der Anlage der Organe, z. B. auf den Ort ihrer Entstehung und ihr bald paariges, bald unpaares Auftreten, als auch auf die hierbei beteiligten Keimblätter. Ich werde dieselben für das Nervensystem und den Darm, welche Organe ja den Hauptgegenstand dieser Arbeit bilden, gesondert besprechen.

In der Trachophora und im Embryo der Oligochäten legt sich das Centralnervensystem nach den Angaben der meisten Forscher (9, 10, 11, 12, 18, 19) in zwei getrennten Teilen an: den oberen Schlundganglien und dem Bauchmark. Erst sekundär treten beide durch die von den ersteren auswachsenden Schlundkommissuren in Verbindung. Hatschek (2) dagegen behauptet eine von vornherein einheitliche Entstehung des Centralnervensystems. Eine vor dem Munde gelegene dorsale Ektodermverdickung, die Scheitelplatte, wird bekanntlich zur Grundlage der Entwickelung der oberen Schlundganglien; das Bauchmark entsteht gleichfalls als Ektodermverdickung in Form eines einfachen oder paarigen Streifens an der Ventralseite. Nach Hatschek bildet sich ventral eine der Medullarrinne der Wirbeltiere ähnliche Längsfurche.

Die oberen Schlundganglien, wie auch das Bauchmark bilden

sich nun stets in dem Teil des Ektoderms, welcher der Stelle am nächsten liegt, wo sich jene Organe im ausgebildeten Zustande befinden. Meist schnüren sie sich sodann vom Ektoderm ab und treten dadurch in die Leibeshöhle ein. Mitunter bleiben sie aber auch im Ektoderm, wo sie entstanden, liegen.

In Bezug auf die Bildung des Bauchstranges ist nun bei der Regeneration desselben eine unverkennbare Analogie zur Ontogenese vorhanden. Die Entstehung des Bauchmarks von Nais, welche Semper beschreibt (17), will ich hier ganz außer acht lassen, da ich diese Schilderung für höchst wahrscheinlich nicht ganz richtig halten muß; denn erstens stimmt sie mit meinen Erfahrungen an Chaetogaster nicht ganz überein, und zweitens hat Semper sich in Bezug auf den letztgenannten Wurm entschieden so häufig geirrt, daß ich seine abweichenden Angaben über Nais nicht ohne weiteres acceptieren kann. Dagegen haben nun Bülow (1) an Lumbriculus und ich an Chaetogaster gefunden, daß der Bauchstrang aus paarigen Ektodermanlagen an der Ventralseite gebildet wird, wobei auch die Ganglienzellen des Bauchmarks selbst bei Chaetogaster an der Wucherung teilnehmen. In dieser Hinsicht kann also Bülow mit Recht sagen: „Bei den Oligochäten sind kaudale und embryonale Keimschichten dynamisch gleichwertige Primitivorgane."

Die oberen Schlundganglien bilden sich bei Ctenodrilus pardalis (7) als Verdickungen der Epidermis des Kopflappens, wo sie auch liegen bleiben, und auch Aeolosoma (18) bildet sie als dorsale Ektodermverdickung. Diese Vorgänge der Regeneration sind ebenfalls nichts anderes, als eine Wiederholung der embryonalen. Die dorsalen Ektodermverdickungen sind hier leicht der Scheitelplatte einer Trochophora zu vergleichen, denn sie entsprechen einer solchen nicht bloß in Bezug auf ihre Lage, sondern auch in Bezug auf ihre funktionelle Bedeutung. Bei Chaetogaster (und höchst wahrscheinlich auch Nais) dagegen erfolgt die Bildung der Schlundkommissuren und oberen Schlundganglien von der Ventralseite her, wie ich oben geschildert habe. Da diese Organe aus eingewanderten Ektodermelementen unter Beteiligung der Wucherung des ebenfalls ektodermalen Bauchmarks hervorgehen, so ist ihnen gleichfalls ektodermale Herkunft zuzusprechen. Auffallend erscheint dagegen auf den ersten Blick der Umstand, daß hier die oberen Schlundganglien nicht dorsal angelegt werden. Ich werde weiter unten hierfür eine Erklärung zu geben versuchen, im Anschluß an die Besprechung der paarigen Mundanlage.

Was die embryonale Anlage des Vorderdarmes anlangt (2, 11, 12, 18, 19), so erfolgt sie durch Einstülpung des Ektoderms. An der Invaginationsgastrula erfolgt an der Stelle des Blastoporus eine Ektodermeinsenkung, und wird der Blastoporus zum Mund. Bei der epibolischen Gastrula von Rhynchelmis dagegen tritt erst sekundär eine Verbindung zwischen dem anfangs rings geschlossenen Mitteldarm und einer den Vorderdarm bildenden Ektodermeinsackung ein. In gleicher Weise wird der Enddarm gebildet; eine Einstülpung der Epidermis bricht in den Mitteldarm durch.

Die Embryonen zeigen also in dieser Hinsicht ein durchaus gleichartiges Verhalten, welches nur in Bezug auf die Länge des eingestülpten Ektodermteils Variationen unterliegt. Auch an der Bildung des Vorderdarmes bei der ungeschlechtlichen Vermehrung ist, soweit unsere Kenntnisse reichen, bei Anneliden stets ektodermales Material beteiligt, selbst wenn der Schlund größtenteils aus Entoderm besteht, wie bei Chaetogaster, welcher doch wenigstens ein Paar ganz kleiner Epidermiseinstülpungen besitzt. Ueber den Anteil, den das Entoderm an dem Pharynx nimmt, resp. darüber, wie weit das ektodermale Stomodaeum reicht, ist mir von anderen Anneliden nichts bekannt.

Sehr in die Augen fallend ist, daß sich bei der Knospung mancher Würmer der Mund paarig anlegt. Wie schon oben erwähnt, hat dieser Umstand Forscher wie Semper und Vejdovsky veranlaßt, die paarigen Kanäle, welche sie in dem Wurmkopf fanden, in der sonderbarsten Weise zu deuten. Der eine hielt sie für Kiemengänge, der andere für Exkretionsorgane. Jene viel verkannten Gebilde sind also nichts weiter, als eine paarige Mund- und Pharynxanlage, deren paariges Auftreten ja zunächst befremden mag, das sich aber, wie ich glaube, in ganz einfacher Weise erklären läßt. Ich muß zu diesem Zweck auf die äußeren Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Oligochäten zurückgreifen. Es zeigen sich bei derselben insofern große Verschiedenheiten, als ein Teil dieser Würmer einfach in Stücke zerfällt und dann erst die fehlenden Organe neu anzulegen beginnt, während andere schon vor der Ablösung der Zooide voneinander viele, oder die meisten, oder wie Chaetogaster alle Organe zu regenerieren beginnen. Zu den ersteren gehören Lumbriculus und Ctenodrilus monostylos. Hier bildet sich eine unpaare Mundöffnung. Bei Nais, Chaetogaster, Ctenodrilus pardalis jedoch, welche vor der Ablösung mit der Regeneration beginnen, legt

sich der Mund paarig an, und geht wenigstens bei Chaetogaster auch der entodermale Schlund in zwei Schenkel aus. Es scheint daher hier eine gesetzmäßige Relation zwischen dem einfachen resp. paarigen Auftreten der Mundanlage und dem zeitlichen Verhältnis derselben zur Trennung der Zooide zu bestehen. Interessant und für diese Annahme bestätigend sind auch Rievel's Ergebnisse an der künstlich geteilten Nais. Wie schon oben angeführt, giebt Semper an, daß auch dieser Wurm paarige ektodermale „Kiemengänge" bilde, ähnlich wie Chaetogaster bei der ungeschlechtlichen Vermehrung. Ich kann daher wohl annehmen, daß, ebenso wie bei letzterem, auch bei der sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrenden Nais eine paarige Mundbildung stattfindet, wenn auch Semper's Angaben sonst in Bezug auf Einzelheiten vielleicht nicht genau sein mögen. Nun fand Rievel (14), daß die künstlich geteilte Nais den Vorderdarm in der Weise regeneriert, daß sowohl Epidermis wie Darmende sich, jedes für sich, schließen und verteilen, sodann aber der Darm gegen das Vorderende zuwächst, mit dem Körperepitel verschmilzt und hier nun der unpaare Mund durchbricht. Nais verhält sich also in diesem Falle wie ein vor der Mundanlage abgelöstes hinteres Zooid einer Wurmkette, die in ungeschlechtlicher Vermehrung begriffen ist, und in Bezug auf das einfache resp. paarige Auftreten der Mundanlage entgegengesetzt zu ihrem bei der normalen ungeschlechtlichen Vermehrung gezeigten Verhalten.

Es ist, wie mir scheint, nicht schwer, einen einfachen physiologischen Grund für die in dieser Hinsicht zu Tage tretende Regelmäßigkeit zu finden: Der unpaare Mund muß natürlich in der Medianlinie an der Ventralseite liegen; da aber hier Organe vorhanden sind, welche noch im Dienst der Wurmkette weiter funktionieren müssen, wie namentlich das Bauchmark und, wenigstens in jüngeren Stadien der Knospung, der ventrale Längsmuskel, so ist eine Anlage des Mundes hier unmöglich. Er bildet sich daher paarig zu beiden Seiten jener Organe, welche zunächst noch geschont werden müssen, und diese paarigen Anlagen rücken erst zusammen und vereinigen sich zu dem definitiven Munde, wenn eben jene Organe, speciell das Bauchmark und der Ventralmuskel durchgerissen sind und resorbiert werden. Derselbe Grund ist für die gegabelte Schlundanlage des Chaetogaster maßgebend, die mit den paarigen Ektodermeinsenkungen verschmilzt. Bei den sich ohne vorbereitende Knospung teilenden Würmern ist eben

dieses Durchreißen des Bauchmarks schon erfolgt. Der Mund kann sich daher sogleich unpaar anlegen.

Einen Widerspruch gegen diese Erklärung scheint Aeolosoma tenebrarum zu bilden. Dieser Wurm soll sich nach Vejdovsky (18) teilen, ohne „eine Knospungszone" gebildet zu haben. Unmittelbar darauf wird aber beschrieben, wie derselbe vor seinem Zerfall in Teilstücke eine ganze Reihe neuer Organe anlegt: ein Hirnganglion, einen Kopflappen, Blutgefäße, die „provisorischen Exkretionsorgane" und den Pharynx. Erst nachdem dieser mit dem Darm in Verbindung getreten, lösen sich die Zooide. Mir scheint das nun eine ganz ähnliche „Knospung" zu sein, wie wir sie von den Naidomorphen und Chaetogaster kennen, und sehe ich nicht ein, was Vejdovsky damit sagen will, daß Aeolosoma sich ohne Bildung einer Knospungszone teile. Indes, mich interessiert hier vornehmlich nur die Pharynxbildung. Von diesem Organ heißt es, daß es sich bilde als ein „blinder Sack, welcher wohl nur durch die Einstülpung des Epiblasts entstand". Schon die Unsicherheit dieser Ausdrucksweise läßt erraten, daß Vejdovsky in dieser Beziehung seiner Sache selbst nicht ganz sicher ist Da er ferner auch hier wieder die „provisorischen Exkretionskanäle" findet, ohne ihre Ausmündungen sehen zu können, so liegt die Vermutung nahe, daß er hier den gleichen Irrtum begangen hat, wie bei Chaetogaster. Ich kann daher nicht umhin, diese Angaben über Aeolosoma in Zweifel zu ziehen, und glaube durch dieselben die oben versuchte Erklärung der paarigen Mund- und Pharynxanlage nicht gefährdet.

Schließlich muß ich noch erwähnen, daß auch Hatschek (2), indem er die Auffassung Semper's zurückweist, das noch intakte Bauchmark bei Chaetogaster als die Ursache der paarigen Ektodermeinwucherungen bezeichnet.

In ähnlicher Weise, nämlich aus rein physiologischen Verhältnissen, glaube ich auch die bei einigen Oligochäten von der embryonalen abweichende Bildungsweise bei der Regeneration der Schlundkommissuren und oberen Schlundganglien erklären zu können. Diese Organe legen sich ja, wie erwähnt, bei Chaetogaster und Nais nicht, wie beim Embryo, dorsal in dem Ektoderm an, sondern umwachsen von der Ventralseite her den Darm, über dem sie sich dann vereinigen, ohne daß das Ektoderm des Rückens sich irgendwie an der Bildung beteiligte. Wie bei der Mundbildung der Ventralmuskel und das Bauchmark die unpaare, der embryonalen gleiche Anlage verhinderten, so ist es hier der

mächtige Dorsalmuskel, den das Ektoderm nicht durchbrechen kann, und dessen Kontinuität auch nicht ohne Gefährdung des längeren Zusammenhanges der Wurmkette gestört werden darf. Die ektodermalen Elemente wählen sich daher ihren Weg zum Eintritt in die Leibeshöhle an den hierfür am geeignetsten erscheinenden Punkten, nämlich in den Muskellücken, welche ventral liegen. Bei Ctenodrilus pardalis, wo das obere Schlundganglion dauernd in der Epidermis liegen bleibt, entsteht es daher auch gleich dorsal an dem ihm zukommenden Ort. Es braucht eben keine anderen Organe zu durchbrechen, um in die Leibeshöhle zu gelangen.

Viel bedeutungsvoller, als die letztgenannten, sind diejenigen Abweichungen der regenerativen Entwickelung von der Ontogenie, welche sich auf die Beteiligung der Keimblätter an der Organbildung beziehen. Die sonst in Bezug auf die einfache Teilung so gleichartigen Ctenodrilus monostylos und Lumbriculus bilden, jener den After ektodermal, dieser entodermal. Chaetogaster hat einen einfach aus dem Mitteldarm hervorgegangenen After. Der Ctenodrilus pardalis dagegen bildet bedeutende Ektodermeinsackungen als Proctodaeumanlagen, zeigt also in dieser Hinsicht gleich Ctenodrilus monostylos hier dasselbe Verhalten wie in der Ontogenie. Dagegen hat das bei dem erstgenannten Wurm, wie v. Kennel (7) ausführlich dargelegt hat, die Folge, daß die hintersten Zooide einer Kette rein ektodermal in allen ihren Teilen sind. Die Zahl der Beispiele ließe sich, wenn man sie außerhalb der Gruppe der uns hier zunächst interessierenden Oligochäten sucht, leicht bedeutend vermehren: so die erwähnten Befunde v. Wagner's an Microstomiden, die Knospung der Bryozoen, welche sonst entodermale Teile aus dem Ektoderm, und die der Ascidien, welche die ontogenetisch ektodermalen Peribranchialräume und das Nervensystem aus dem Entoderm regenerieren (16).

Es ist mithin klar, daß man eine Kontinuität der Keimblätter, eine dynamische Gleichwertigkeit derselben bei der Regeneration nicht mehr aufrecht erhalten kann, wie das ja auch erst kürzlich von Seeliger (16) ausdrücklich hervorgehoben und an der Hand eines reichlichen Beweismaterials eingehend begründet worden ist. — Es erweckt vielmehr den Eindruck, als ob der Organismus bei der regenerativen Neubildung in der Wahl des hierzu erforderlichen Materials die größte Freiheit genießt und es eben daher bezieht, wo das aus physiologischen oder rein mechanischen Gründen am geeignetsten erscheint. Diese Auffassung

findet eine Stütze auch in der oben dargelegten Begründung der paarigen Mundanlagen und der auf die Ventralseite verlegten Bildungsstätte der Schlundkommissuren, resp. oberen Schlundganglien bei Nais und Chaetogaster. Die Natur läßt sich, wie es scheint, eben nicht in der Weise in ein Schema einzwängen, wie ihr das von einer streng durchgeführten Keimblättertheorie zugemutet wird.

Daher ist es auch nicht möglich, aus den bei der ungeschlechtlichen Vermehrung beobachteten Vorgängen Rückschlüsse auf die Ontogenie zu ziehen, und ist es erst recht unmöglich, irgend etwas über die phylogenetische Entwickelung aus ihnen zu entnehmen.

An die ungeschlechtliche Vermehrung der Tiere und die Regeneration knüpfen sich einige interessante Fragen, welche in der neueren Litteratur mehrfach berührt worden sind, ohne daß man sie als abgeschlossen bezeichnen könnte, so z. B. die Fragen über das Verhältnis der Regenerationsfähigkeit zur ungeschlechtlichen Vermehrung, der letzteren zur geschlechtlicheu Fortpflanzung, über die verschiedenen Arten der ungeschlechtlichen Erzeugung neuer Individuen u. a. m. Auf alle diese komplizierten Fragen kann ich hier unmöglich eingehen.

Da ich jedoch bei der vorliegenden Arbeit natürlich auf die Frage nach der Art der ungeschlechtlichen Vermehrung des hier behandelten Wurmes geführt werden mußte, so sei es mir zum Schluß gestattet, noch eine kurze Bemerkung über die begriffliche Abgrenzung der verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu machen. Dieselben werden bekanntlich meist als „Teilung“ und „Knospung“ bezeichnet und sind von verschiedenen Autoren in der verschiedensten Weise definiert worden. Ich will alle diese zum Teil sehr voneinander abweichenden Definitionen hier nicht rekapitulieren. Sie sind oft ebenso kompliziert wie ungenau und genügen in sehr vielen Fällen zur Aufstellung einer festen Grenze nicht.

Es fragt sich nun vor allen Dingen, welchen Zweck diese ganze Diskussion über die Begriffe „Teilung“ und „Knospung“ hat. Es kann sich hier entweder darum handeln, nur verschiedene Erscheinungsformen eines und desselben, wesentlich gleichartigen Vorganges zu klassifizieren und kurz zu bezeichnen, oder es können in der Teilung und Knospung ihrem Wesen nach weit voneinander abweichende Prozesse erblickt werden.

Letzteres ist noch unlängst von F. v. Wagner (20) behauptet worden. Dieser Autor sagt: „Die innige Verwandtschaft von Teilung und Knospung ist wenigstens in dem Maße, wie sie heute so vielfach angenommen wird, eine Fiktion". Hierfür werden zwei Gründe angeführt: erstens gäbe es keine Zwischenformen zwischen ihnen; und zweitens könne man von beiden nicht „im generellen Sinn" reden, da sie „in den einzelnen Tierstämmen unabhängig voneinander" entstanden seien. Letzteres Moment will ich zwar nicht in Abrede stellen, obgleich es mir nicht gerade bewiesen zu sein scheint. Ich glaube aber auch z. B., daß die Fähigkeit, Lichteindrücke zu percipieren, resp. Augen zu entwickeln, in verschiedenen Tierstämmen selbständig aufgetreten ist, und halte mich doch für berechtigt, im generellen Sinn vom „Sehen" zu sprechen. Vorausgesetzt also, daß ein Vorgang, eine Lebensäußerung im ganzen Tierreich in analoger Weise auftritt, sehe ich nicht ein, weshalb man ihn nicht mit einem allgemein giltigen Ausdruck bezeichnen, nicht im generellen Sinn von ihm reden soll. In Bezug auf den angeblichen Mangel von Zwischenformen zwischen der Teilung, welche nach v. Wagner auf normalem Wachstum beruht, und der Knospung, welche in einem vom normalen abweichenden „differentiellen Wachstum" bestehen soll, muß ich bemerken, daß dieser Mangel nur scheinbar vorliegt. Ich kann ein solches Fehlen von Zwischenformen nur insofern zugeben, als es eben zwischen zwei Begriffen, die sich gegenseitig ausschließen, zwischen etwas Normalem und etwas von der Norm Abweichendem keine Uebergangsstufen giebt und geben kann.

Gegenüber v. Wagner's Auffassung, für deren Richtigkeit er also, wie mir scheint, den Beweis nicht erbracht hat, möchte ich darauf hinweisen, daß alle die verschiedenen Formen ungeschlechtlicher Vermehrung durch Uebergänge miteinander verbunden sind und eine scharfe Grenze zwischen einer Teilung und Knospung in der äußeren Erscheinung dieser Vorgänge, möge man sie nun definieren, wie man will, überhaupt nicht existiert. Fast jede der gegebenen Definitionen paßt nur auf einen oder einige Fälle. Sobald man sie aber anwenden will, um die ganze große Menge der verschiedenen ungeschlechtlichen Vermehrungsweisen daraufhin zu prüfen, sieht man sich alsbald von ihrer Unzulänglichkeit überzeugt. In vielen Fällen entzieht sich das gegebene Kriterium überhaupt unserer Kontrolle. So geht es mit derjenigen Begriffsbestimmung der Teilung und Knospung, welche am meisten Anklang gefunden zu haben scheint: mit dem Merkmal der Individu-

alität. Diese soll nämlich bei der Teilung verloren gehen. Das eine Individuum soll sich hier in zwei ganz neue Individuen auflösen, während bei der Knospung die Individualität eines Muttertieres erhalten bleibt. Ist es nun schon an und für sich unzulässig, einen Begriff, wie den der Individualität, dessen genaue Feststellung selbst noch als ein Problem bezeichnet werden muß, zur Bestimmung anderer Begriffe zu benutzen, so muß man außerdem sich vergeblich fragen, woran es denn z. B. bei einem Infusor zu erkennen sein soll, ob eines der Teilstücke die Individualität des ursprünglichen Tieres weiterführt oder nicht.

Auch v. Wagner (20), welcher an dem Beispiel des Stentor den Unterschied zwischen Knospung und Teilung klar zu machen sucht, scheint mir gerade mit diesem Beispiel einen Beleg dafür geliefert zu haben, wie schwierig es ist, eine feste Grenze zu finden. Man lese nur seine Definition des „differentiellen Wachstums", welches eine Knospung charakterisieren soll, und man wird finden, daß sie sich gerade ebenso gut auf den Stentor anwenden läßt, welcher sich ja nach v. Wagner durch Teilung vermehrt.

Ich glaube also annehmen zu können, daß wir in den verschiedenen ungeschlechtlichen Vermehrungsweisen nur verschiedene Erscheinungsformen eines wesentlich gleichartigen Vorganges zu erblicken haben. Wenigstens erscheint es ganz ungerechtfertigt, solange wir über das eigentliche Wesen und die Ursachen der ungeschlechtlichen Vermehrung noch so wenig wissen wie heute verschiedene, in wesentlichem Gegensatz zu einander stehende Arten derselben anzunehmen, wie es v. Wagner gethan hat.

Verzeichnis der in vorstehender Arbeit citierten Litteratur.

1) Bülow, Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 59, 1883.
2) Hatschek, Studien über Entwickelungsgeschichte der Anneliden. Arb. a. d. zool. Inst. Wien, 1878.
3) O. Hertwig, Die Chätognathen. Jenaische Zeitschr., Bd. 14, 1880.
4) O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, 1878.
5) — —, Die Actinien. Jen. Zeitschr., Bd. 14, 1880.
6) R. Hertwig, Ueber den Bau der Ctenophoren. Jen. Zeitschr., Bd. 14, 1880.
7) v. Kennel, Ueber Ctenodrilus pardalis. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, Bd. 5, 1882.
8) — Ueber Teilung und Knospung der Tiere, 1887.
9) Kleinenberg, Sul origine del sistemo nervoso centrale degli Annelidi. Mem. R. Accad. dei Lincei, Vol. 10, 1880—81.
10) — Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus, 1886.
11) Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte, 1893.
12) Kowalewsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Ac. Imp. St. Pétersbourg, 1871.
13) Lang, Ueber den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere, 1888.
14) Rievel, Ueber die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1896.
15) Schauinsland, Zur Anatomie der Priapuliden. Zool. Anz., Bd. 10, 1887.
16) Seeliger, Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verh. der Deutschen zool. Gesellsch., 1896.
17) Semper, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, 1876—77.
18) Vejdovsky, System und Morphologie der Oligochäten, 1884.
19) — Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen, 1888—92.
20) v. Wagner, Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma. Zool. Jahrb., Bd. 4, 1890.
21) — Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Vorläufige Mitteilung. Biol. Centralbl., Bd. 13, 1893.
22) — Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus. Zoolog. Anz., 1897.
23) Graf Zeppelin, Ueber den Bau und die Teilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 39, 1883.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.